

LE GENRE *NYMPHOIDES* (MENYANTHACEÆ)
EN AFRIQUE ET A MADAGASCAR
1^{re} PARTIE : MORPHOLOGIE

par Aline RAYNAL

SUMMARY: Several species from Africa and Madagascar had been distinguished by the classical authors within the genus *Nymphoides*, but all of them have since been lumped into a single pantropical taxon, *N. indica*. The use of inconsistent characters seems to have induced these extreme taxonomic treatments.

Field observation made obvious that distinct species were to be recognised within *N. indica sensu latissimo*. It proved necessary to enlighten morphological characters upon which species could be distinguished, a goal the author attempted to reach here.

Vegetative parts show interesting distinctive characters through a study of root-stock, stems and runners, tuber-roots, different kinds of leaves, shape and texture of the limb. Inflorescences are very homogeneous, but the flower shows numerous delicate structures sharply characteristic of taxonomic units; unfortunately, these structures are uneasy to observe on herbarium specimens; among them, corolla color, size and ornamentation, staminodial and hypogynous glands, stigmas, as well as heterostyly. Fruits and seeds, of good preservation in herbarium, give easy characters of size, shape and ornamentation, but some of them (e.g. spinules on seed) may vary freely without any specific correlation.

This morphological survey has made possible an approach of the relation between biology, taxonomy and evolution of the genus.

The purely taxonomic part (key and descriptions) will be dealt with in a second part, to be published later.

*
* *

Les *Nymphoides* sont de ces plantes aquatiques à feuilles flottantes et belles fleurs fragiles dont l'étude a souvent rebuté les taxonomistes; cette désaffection résulte de l'aspect navrant et des difficultés d'observation du matériel d'herbier, en cela si éloigné de l'abord séduisant et parfumé des plantes vivantes; celles-ci, pourtant, offrent dans leur fragilité turgide, des caractères morphologiques remarquables.

La connaissance du genre en Afrique a connu bien des avatars; certains auteurs pressentirent l'existence de plusieurs espèces pour lesquelles ils ne mettaient en lumière que des distinctions peu satisfaisantes, livrées par l'herbier; d'autres, devant ces difficultés, se bornèrent à tout rassembler en une unique espèce. L'étude de plantes vivantes dans la nature m'a

convaincue de la pluralité des espèces africaines, et j'en ai conçu la nécessité de les distinguer par des caractères qui, quoique parfois difficiles à voir en herbar, ne subissent que peu de variations individuelles; ayant pu, au départ, analyser finement un petit nombre d'espèces sur le vif, j'ai tenté de retrouver ces caractères intéressants sur le matériel d'herbier disponible, afin d'étendre mes observations à l'ensemble des représentants africains du genre.

Le but de ce travail est donc la définition des taxons constituant le genre *Nymphoides* en Afrique; j'ai trop conscience des problèmes sur lesquels tant de taxonomistes ont buté pour prétendre donner ici un tableau définitif de cette partie du genre. Parmi les espèces ici reconnues, dont j'ai dû nommer moi-même un certain nombre, beaucoup ne me sont connues que par des spécimens d'herbier: je sais ma connaissance inégale, et des études complémentaires sur du matériel plus abondant et mieux préservé sont souhaitables.

I. — HISTORIQUE DU GENRE EN AFRIQUE

Les botanistes voyageurs ont très tôt reconnu en Afrique et dans les îles voisines l'existence de représentants du genre *Nymphoides*, classés à l'époque dans les *Menyanthes*. Dès la fin du XVIII^e siècle, THUNBERG (25, p. 34) signale le *Menyanthes indica* L. au Cap, tandis que BORY DE ST. VINCENT (7, p. 236) le dit croître dans les marécages de l'île Maurice. A la même époque, l'Afrique tropicale commençait à fournir des spécimens; mais ceux-ci restèrent très longtemps identifiés au « Ménéianthe des Indes ».

Il faut attendre 1838 pour que GRISEBACH (12) mette en évidence l'existence en Afrique de plusieurs espèces; il en distingue 5 dont 4 nouvelles, et rapporte à *Limnanthemum cristatum* (L.) Gris. (*Nymphoides cristata* (L.) O. Ktze.) les récoltes de l'île Maurice et de Madagascar; il ne croit pas devoir reconnaître le *Limnanthemum indicum* (L.) Gris. hors de l'Inde. Son analyse du genre, qu'il isole des *Menyanthes* sous le nom de *Limnanthemum*, nous révèle les difficultés particulières à l'étude de ce groupe, difficultés auxquelles se heurteront par la suite bien des auteurs; tentant de décrire les plantes avec la minutie qui lui est coutumière, il s'attache en particulier à la structure des fleurs, dans la mesure où les rares échantillons dont il dispose lui permettent l'observation de fragments de corolles écrasés, décolorés et plus ou moins gélifiés. Dans ce louable effort, il ne pourra éviter totalement l'écueil des descriptions florales inexactes, les pièges de l'hétérostylie, de l'immaturité des fruits par exemple.

Exception faite de quelques descriptions d'espèces nouvelles au cours du XIX^e siècle, il faut attendre N. E. BROWN (4) en 1904 pour avoir une nouvelle vue d'ensemble du genre en Afrique; 9 espèces, dont 5 nouvelles, sont distinguées, montrant ainsi la complexité, déjà pressentie par GRISEBACH, du genre dans cette partie du monde. N'ayant à sa disposition qu'un petit nombre de spécimens desséchés, et persuadé de la coexistence d'espèces différenciées, il tente de vaincre le problème posé par ces plantes

aquatiques si diverses sur le vif et d'apparence si confusément homogène après dessiccation. Malheureusement abusé par la variabilité des quelques éléments qu'il peut utiliser, il décrit des individus plutôt que des espèces. C'est ainsi que trois de ses nouvelles espèces sont synonymes de *Nymphoides forbesiana* (Griseb.) O. Ktze., nom qu'il n'utilise pas; par contre, il place le type de cette espèce sous un quatrième nom (*Limnanthemum thunbergianum* Griseb.); il faut en outre noter que le matériel cité sous le nom de *L. indicum* appartient encore à ce taxon. En bref, les échantillons de *Nymphoides forbesiana* ont été dispersés par N. E. BROWN sous 5 noms différents.

Une telle confusion, prise pour résultat d'une grande plasticité, devait logiquement amener les auteurs suivants à une conception compréhensive des espèces; ceci apparaît lorsque HUTCHINSON & DALZIEL, en 1931, ne signalent d'Afrique occidentale qu'une seule espèce; leur *Limnanthemum senegalense* recouvre en réalité trois de nos espèces.

L'aboutissement de cette tendance est la réunion explicite de tous les *Nymphoides* africains en une espèce unique, *N. indica* (L.) O. Ktze., par DE WIT (28) puis MARAIS & VERDOORN (17), suivis par P. TAYLOR (24), FRIEDRICH-HOLZHAMMER (10)... Cette réunion est fondée sur la remarque suivante, « the characters used to distinguish groups within the taxon constantly break down » (17, p. 243); parfaitement justifiée en ce qui concerne les quelques caractères effectivement utilisés par les auteurs précédents, cette remarque néglige cependant les nombreux autres caractères que présentent les plantes. Une telle fusion des espèces reflète plus le désir d'écarter un problème incompris que la décision délibérée de réunir des taxons insuffisamment distincts; il faut d'ailleurs noter que, malgré l'ampleur de ce rassemblement DE WIT (28) distingue les *N. indica*, de l'Ancien Monde, et *N. humboldtiana* (Griseb.) O. Ktze., d'Amérique, distinction traditionnelle basée sur la géographie plus que la morphologie¹.

Dans le même temps, à l'occasion de mises au point régionales, certains auteurs semblent percevoir l'existence d'espèces géographiquement localisées; ainsi, ANDREWS (1), puis CUFONDONTIS (8) admettent l'existence de taxons propres aux pays qu'ils étudient (respectivement *Nymphoides nilotica* (Kotschy & Peyr.) J. Léon. et *Limnanthemum brevipedicellatum* Vatke). Dès 1954, BERHAUT (5) avait distingué, à juste titre, deux plantes au Sénégal, mais il leur appliquait des noms inadéquats; son effort devait passer à l'époque pour une confusion taxonomique, non pour une simple confusion nomenclaturale, et n'être pas repris dans la Flora of West Tropical Africa (24).

Enfin, ayant étudié le problème de la distinction d'espèces au sein des *Nymphoides* africano-malgaches, j'ai été amenée (21) à reconnaître 12 espèces dont 6 nouvelles.

1. ORNDUFF (19) a, d'ailleurs, très justement rangé *N. humboldtiana* dans la synonymie de *N. indica*.

II. — ÉTUDE CRITIQUE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

Devant l'échec des essais taxonomiques sur les *Nymphoides* africains, il a fallu s'écarter résolument des voies suivies jusqu'à présent dans l'étude de ce genre. C'est pourquoi j'ai dû étudier d'une façon critique les caractères utilisés par les auteurs précédents pour distinguer leurs taxons, rechercher le plus grand nombre possible d'autres caractères, définir les différentes valeurs que chacun peut prendre et en déduire l'intérêt taxonomique de ces variations, en ayant soin d'apprécier la variabilité et la fiabilité de ces caractères. C'est donc une étude morphologique des *Nymphoides* africains qui m'a permis de mettre en évidence un grand nombre de caractères sur lesquels s'appuie la distinction des espèces.

La recherche de caractères effectuée tant sur matériel vivant que conservé à l'alcool ou desséché, m'a amenée à étudier morphologiquement quelques espèces non africaines; j'ai ainsi pu observer certains caractères non représentés en Afrique. Oans l'espoir d'une part d'aider à la compréhension du genre dans son ensemble, d'autre part de permettre la comparaison de caractères homologues, on trouvera ainsi dans ce chapitre la description de quelques caractères absents d'Afrique.

I. — LES PRINCIPAUX CARACTÈRES OISTINCTIFS UTILISÉS CLASSIQUEMENT

La plupart de ces caractères présentent l'intérêt d'être observables sur presque tous les échantillons d'herbier, si pauvres soient-ils : on comprend aisément qu'ils aient été si largement utilisés autrefois. Ils ne permettent malheureusement pas, à de rares exceptions près, d'étayer convenablement les distinctions taxonomiques établies par les auteurs.

Les caractères foliaires — dimensions et texture du limbe, verrucosités sous le limbe et nervures saillantes dessus, longueur et épaisseur du pétiole vrai... — longueur et nombre des pédicelles floraux dans l'inflorescence, ont bien sûr été mis en évidence autant que possible; mais ils peuvent présenter des variations considérables, liées à la vigueur de la plante ou à la saison par exemple, et ne doivent être utilisés qu'avec prudence, après étude de nombreux échantillons.

Les fruits et les graines ont fourni une série de données sur lesquelles GRISEBACH (12) et plus encore N. E. BROWN (4) ont appuyé leurs distinctions spécifiques; le nombre de graines dans la capsule, la longueur du calice comparée à celle du fruit, sont en certains cas utiles, si l'on tient compte de la marge de variation qui peut les affecter; quant à la forme, la couleur, la luisance des graines, largement exploitées par ces auteurs, elles varient considérablement au cours de la maturation. C'est par exemple la couleur des graines qui permet essentiellement à N. E. BROWN (4) de séparer entre elles deux de ses nouvelles espèces, *Limnanthemum kirkii* et *L. whytei*; de blanchâtres les graines deviennent ocre à maturité, et

il n'a ainsi distingué que deux stades de maturation du fruit représentés respectivement par le type de *L. whytei*, immature, et celui de *L. kirkii*, mûr; conspécifiques, ces deux échantillons se classent dans *N. forbesiana*. Enfin, l'ornementation des graines, si remarquable, présente, chez certaines espèces, toutes les formes depuis l'épiderme lisse jusqu'à l'épiderme hérissé de tubercules digitiformes au sein d'une même population par ailleurs très homogène, ainsi que MARAIS & VERDOORN (17) l'ont déjà souligné.

Les auteurs ont entrevu, ici ou là, d'autres caractères distinctifs, mais leur observation systématique sur les différents taxons était difficile en l'absence d'un matériel abondant et bien préservé; et ces auteurs ne l'ont pas recherchée comparativement d'une espèce à l'autre. C'est ainsi que sont décrites occasionnellement la couleur de la corolle, l'ornementation des pétales, les glandes interstaminales et hypogynes, les étamines, éléments remarquablement stables à l'intérieur d'une même espèce, mais qui restent malheureusement inexploités taxonomiquement.

Il convient évidemment de laisser ici de côté des caractères induits par l'existence chez certaines espèces d'une hétérostylie, dans lesquels GRISEBACH (12) avait cru voir des critères taxonomiques.

2. — RECHERCHE CRITIQUE DES CARACTÈRES DISTINCTIFS

A. — BUT TAXONOMIQUE ET DÉMARCHE SUIVIE

La recherche de caractères nouveaux et l'observation systématique de ceux jusqu'ici décrits sporadiquement apparaissent comme l'indispensable préliminaire à toute tentative de révision taxonomique des *Nymphoides* africains; un tel effort ne peut être fructueux que si l'étude porte sur un matériel convenable.

Ayant eu la chance d'analyser quelques espèces sur le vif, mon attention a été attirée par un bon nombre de caractères remarquables; dans le but d'étendre l'observation de ces points précis, et d'en enrichir la liste autant que possible, j'ai étudié, chaque fois que je l'ai pu, des spécimens conservés en alcool d'une part, des échantillons riches et bien préparés¹ d'autre part. C'est ainsi que j'ai pu remarquer la variation de bien des caractères dans l'ensemble du matériel africain désormais assez abondant; une critique serrée de ces variations, une recherche des hiatus dans leur étendue et les corrélations entre changements de valeurs des caractères a permis la discrimination entre caractères aléatoirement ou écologiquement variables, sans intérêt taxonomique, et caractères stables à l'intérieur de certains groupes qu'ils peuvent taxonomiquement définir. C'est donc essentiellement sur l'étude des bons matériaux que s'est trouvée basée, au départ, ma conception des espèces; dans une phase ultérieure, utilisant

1. Grâce à l'étude des différentes parts d'herbier d'une même récolte, les observations peuvent être beaucoup plus étendues que lorsqu'elles ne portent que sur un matériel moins abondant.

des caractères mineurs, j'ai pu rapporter à ces espèces les matériaux incomplets et les récoltes anciennes. Une telle démarche, peut-être contraire à celle généralement préconisée selon laquelle la conception des taxons doit reposer sur l'étude de tout le matériel disponible, était cependant inévitable ici, tant est mauvaise la conservation des échantillons de *Nymphoides*.

B. — DESCRIPTION SYNTHÉTIQUE DU GENRE *NYMPHOIDES* EN AFRIQUE

Elle permettra la mise en évidence des caractères susceptibles de variation, et la discussion de leur utilisation dans la définition d'espèces.

APPAREIL VÉGÉTATIF.

Les *Nymphoides* sont des plantes aquatiques qui tolèrent, au plus, une brève exondation saisonnière au cours de laquelle elles peuvent vivre en pélophytes sur la boue humide. Les tiges et feuilles, charnues, cassantes, ont une odeur acidulée agréable lorsqu'on les sort de l'eau. Enracinés au fond de l'eau, les *Nymphoides* étalent leurs limbes foliaires à la surface, près de laquelle les tiges pétioliformes portent les inflorescences; sur ce thème très simple, la structure végétative présente des variantes intéressantes souvent passées inaperçues jusqu'à présent (fig. 1), mais susceptibles de fournir des caractères taxonomiquement utilisables.

La souche fixée au substrat produit des pousses latérales unifoliées qui simulent remarquablement les feuilles en rosette d'un *Nymphaea* par exemple; mais l'apparition d'inflorescences sur ce qui semble les pétioles des feuilles oblige à interpréter l'architecture générale des *Nymphoides* d'une façon plus nuancée. Deux structures caulinaires se distinguent dans une même plante : d'une part l'organe enraciné, monopodial, non florifère, à entrenœuds subnuls, d'autre part les tiges flottantes qu'il produit, sympodiales, florifères, à entrenœuds très allongés.

SUCHE (RHIZOME)

La souche enracinée est vivace ou annuelle; on la trouve grêle, simple et annuelle chez *Nymphoides milnei* ou *N. tenuissima* par exemple (fig. 1, A). Elle est plus fréquemment puissante, pérenne et ramifiée et a, outre un rôle d'ancrage, une fonction d'organe de réserve, de survie; dans ce cas elle peut présenter deux aspects. *N. indica* montre une souche semblable à celle que l'on peut observer chez la plupart des *Nymphoides* vivaces : brève, verticale, elle forme avec ses rejets latéraux courts une touffe compacte (fig. 1, C). Très différente est celle du *N. bosseri*, fort rhizome charnu, rampant-ascendant, ramifié, évoquant celui du *Menyanthes trifoliata* L. (fig. 1, B); un tel rhizome n'a encore jamais été signalé dans le genre *Nymphoides*.

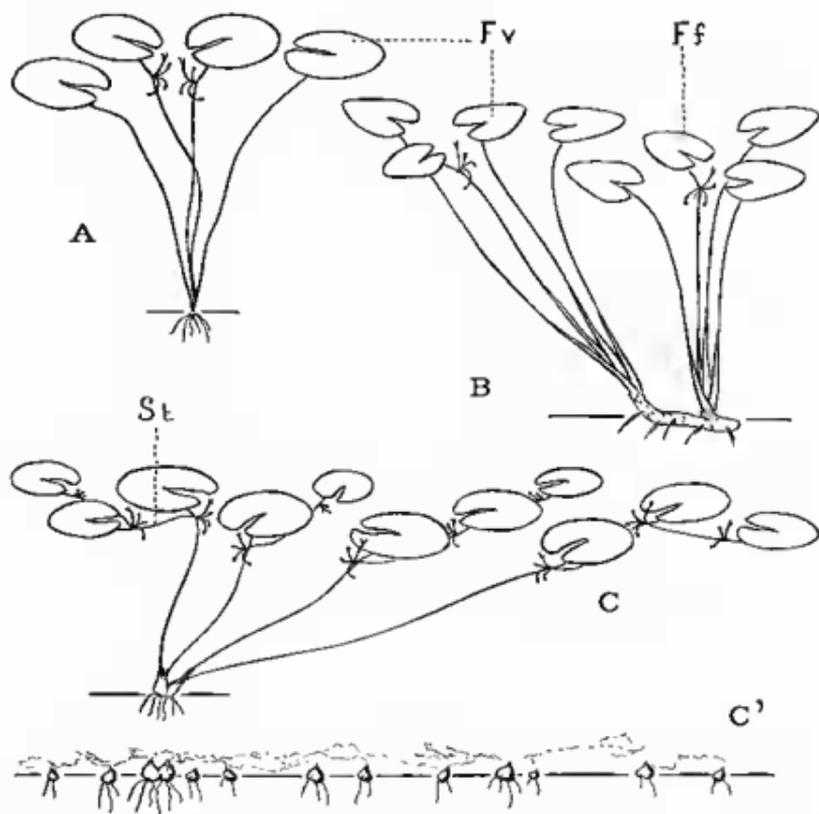


Fig. 1. — Schéma de quelques types d'appareil végétatif chez *Nymphaoides*. A, espèce annuelle non stolonifère, à souche grêle (*N. milnei*); B, espèce vivace non stolonifère à souche rampante (*N. bosseri*); C, espèce vivace stolonifère à souche courte (*N. indica*), et C', la même : en cas d'assèchement temporaire, chaque nœud flottant s'enracine. — Fv, feuille végétative flottante; Ff, feuille florifère; St, stolon.

RAMEAUX FLOTTANTS.

L'interprétation des rameaux flottants n'est pas sans poser de problèmes; leur physionomie étrange, et l'inévitable et presque inconsciente comparaison aux *Nymphaea*, ont fait bien souvent dire que le pétiole porte un glomérule inflorescentiel. En fait, les tiges émises par la souche sont formées d'un unique entrenœud, de la base au voisinage de la surface de l'eau; une inflorescence se développe au nœud au-delà duquel la tige semble se prolonger en un pétiole; l'apparition d'une structure dorsiventrale (fig. 2, B) marque ce passage tige-pétiole, malgré l'apparente continuité dans la direction, le diamètre et la texture des deux organes (Pl. 3, A).

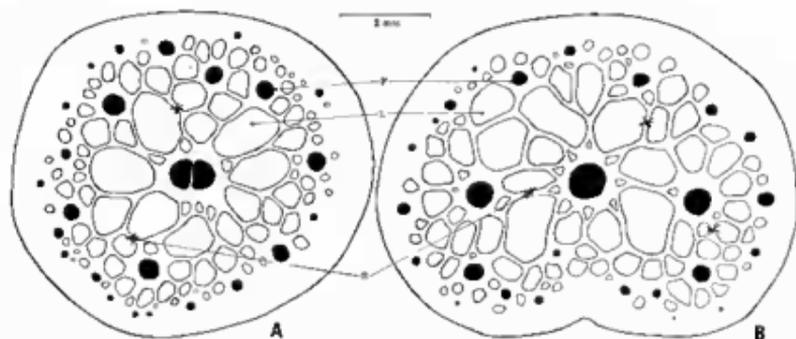


Fig. 2. — Structures comparées de la tige et du pétiole chez *Nymphoides indica* (J. & A. Raynal 9476), coupes transversales; A, coupe de la tige (« faux-pétiole ») peu au-dessous du nœud florifère : organisation radiale; B, coupe du pétiole prolongeant cette même tige, peu au-dessus du nœud florifère : organisation dorsiventrals. — F, faisceau cribrovasculaire; L, lacune aërifère; S, sclérite.

Il semble que l'architecture d'une telle tige ait été déjà interprétée par SAINT-HILAIRE (22, t. 2, p. 415); il reconnaît dans l'inflorescence une « ombelle » terminale déjetée sur le côté en raison du port flottant de la plante, et à la feuille unique une position latérale devenue secondairement terminale en raison de son rôle de sustentation sur l'eau. Reprise par GOEBEL (11), cette interprétation semble la plus satisfaisante en ce qui concerne les *Nymphoides* que l'on rencontre en Afrique (Pl. 3, A, B et C).

STOLONS.

De nombreuses espèces de *Nymphoides* produisent des stolons qui courent à la surface de l'eau. On peut ainsi observer de très longues tiges flottantes, parfois détachées de toute base enracinée sans que cela nuise à leur développement, et portant çà et là des feuilles et des fleurs.

Des observations sur un grand nombre d'espèces, tant africaines qu'extra-africaines, m'ont amenée à distinguer deux types d'architecture des stolons de surface dans le genre.

— *Stolon à croissance exclusivement sympodiale (stolon de type N. indica).*

Il se présente comme une longue tige simple courant sous la surface de l'eau, et portant de loin en loin des feuilles flottantes alternes; chaque nœud porte une inflorescence et généralement des racines adventives. L'apparence est celle d'une tige feuillée portant des inflorescences (fig. 1, C); mais à chaque nœud feuille et inflorescence sont opposées par rapport à l'axe qui se continue (Pl. 3, B): il semble bien que la croissance de ces longues tiges flottantes soit de type sympodial, interprétation proposée depuis longtemps déjà (11).

Chez *Nymphoides indica* ou *N. forbesiana* par exemple, comme chez

N. brevipedicellata, le stolon est issu d'un bourgeon végétatif situé à l'aisselle de la feuille flottante, au contact du glomérule inflorescentiel (Pl. 3, A). Un entrenœud unique, pouvant atteindre plusieurs décimètres de long, terminé par une inflorescence et une feuille constitue « l'élément de stolon »; l'aisselle foliaire produit l'élément de stolon suivant (Pl. 3, C). Ainsi, chaque inflorescence peut être considérée comme terminale.

— *Stolon à croissance alternativement monopodiale et sympodiale (stolon de type N. peltata).*

L'architecture complexe de ces stolons rend leur interprétation plus délicate; bien qu'on ne les trouve chez aucune espèce africaine, il est intéressant de parler brièvement de leur morphologie ici, afin de permettre la comparaison de structures homologues.

Chez *N. peltata* par exemple (Pl. 3, E) l'allongement du stolon s'effectue au cours d'une phase de croissance végétative, monopodiale, où sont produits des entrenœuds longs terminés chacun par une feuille végétative. L'apparition d'un entrenœud très court, unique, marque la fin de cette phase monopodiale; à son sommet apparaissent une feuille et une inflorescence terminale. Un rameau axillaire issu de la base de l'entrenœud court assure sympodialement l'allongement ultérieur du stolon.

Ainsi, le stolon de *N. peltata* apparaît constitué d'« articles » monopodiaux portant des feuilles végétatives alternes, séparées par des entrenœuds longs, et terminés chacun par 2 feuilles¹ subopposées (séparées en fait par un entrenœud court) et une inflorescence (Pl. 3, D). Ces « articles » monopodiaux se succèdent sympodialement.

Par ailleurs des rameaux sont souvent produits par l'aisselle des feuilles végétatives; on peut alors dire que le prolongement sympodial du stolon n'est jamais qu'un cas particulier, favorisé, parmi toutes ces ramifications : issu de l'aisselle de la dernière feuille végétative de la pousse monopodiale, il s'accroît plus vite que ceux qui apparaissent immédiatement en dessous.

Enfin, selon WAGNER (27), apparaît une pousse végétative monopodiale à entrenœuds courts au début de la saison hivernale; mais je n'ai pas pu observer ce type de croissance sur des plantes cultivées en eau libre, à Paris.

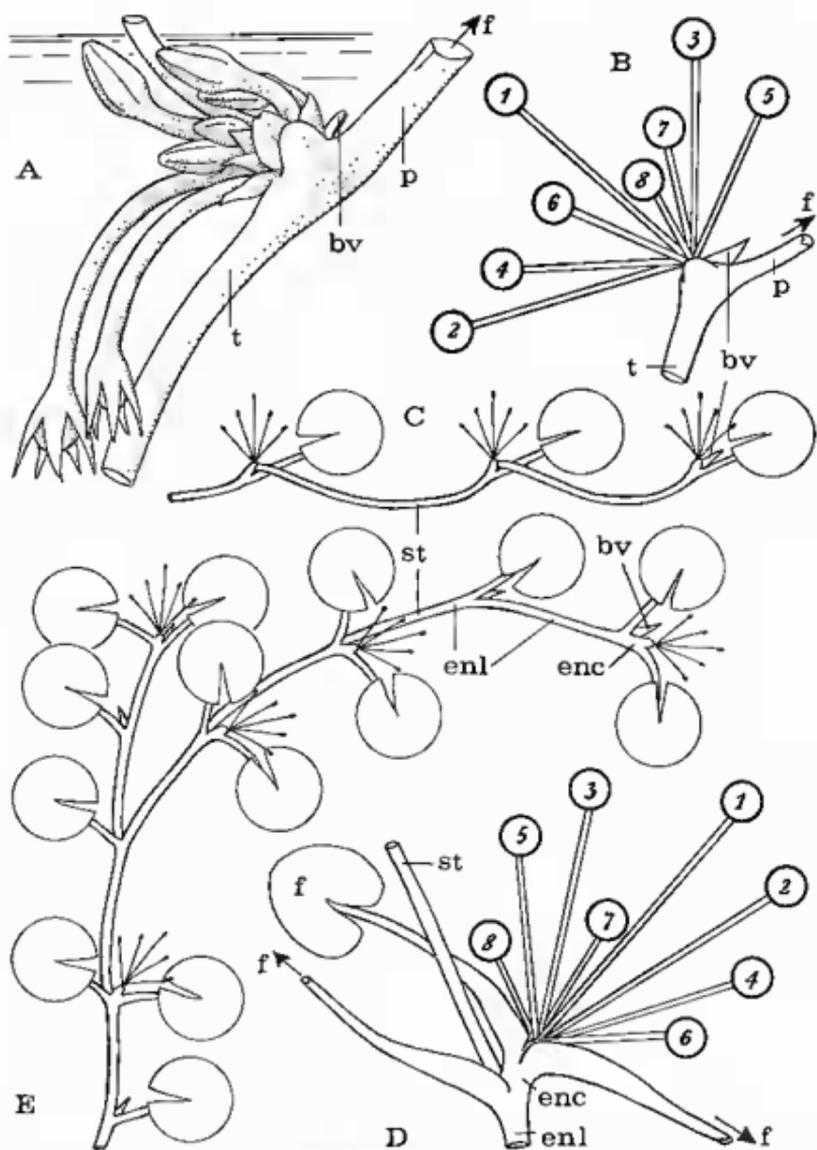
Il apparaît donc, dans le genre *Nymphoides*, deux types de stolons fondamentalement différents.

L'un (*N. indica*) a une croissance strictement sympodiale, tous les nœuds et entrenœuds étant respectivement équivalents entre eux, et chaque entrenœud portant son inflorescence terminale; le stolon ne s'accroît que dans le cadre de la floraison.

L'autre (*N. peltata*) présente une croissance végétative indépendante de la production de fleurs, et si l'inflorescence est également terminale elle apparaît à l'extrémité d'un ensemble végétatif organisé.

Cette différence d'architecture du stolon flottant constitue un excellent

1. Quelques éléments bractéaux peuvent éventuellement se développer en petites feuilles flottantes et l'inflorescence est alors encadrée non plus par 2, mais 3, 4 ou 5 feuilles, de tailles décroissantes.



Pl. 3. — Architecture de l'appareil caulinair flottant chez *Nymphoides*. — A, jeune inflorescence (*N. brevipedicellata*, J. & A. Raynal 12713) : le stolon se prolongera ultérieurement à partir du bourgeon végétatif; le pédicelle de la fleur épanouie, exondée, a été sectionné. B, diagramme de l'inflorescence précédente. C, schéma architectural du stolon de type *N. indica* ou *N. brevipedicellata*: succession sympodiale d'articles florifères. — *Nymphoides peltata* (obs. *in vivo*) : D, diagramme d'une inflorescence montrant, en outre, le départ axillaire de l'élément de stolon suivant. E, schéma architectural d'un stolon flottant montrant la succession sympodiale d'éléments monopodiaux formés d'entre-nœuds longs, terminés par des entre-nœuds courts et une inflorescence. — Les numéros indiquent l'ordre dans lequel s'épanouissent les fleurs; *enc*, entre-nœud court; *enl*, entre-nœud long; *f*, feuille; *p*, pétiole; *st*, stolon; *t*, tige pétioliforme.

critère de distinction taxonomique. Si toutes les espèces africano-malgaches se rangent, à ce point de vue, dans le groupe de *N. indica*, plusieurs espèces euro-asiatiques se rangent dans le groupe de *N. peltata* (*N. biflora*, de Ceylan, par exemple).

RACINES TUBÉRISÉES.

Certaines espèces produisent, aux nœuds flottants, un faisceau de courtes racines charnues, dures, brunâtres, gorgées de réserves; lorsque le nœud, portant un bourgeon dormant, se trouve isolé de la plante-mère, et en particulier après la saison défavorable, ces racines fournissent un apport nutritif facilitant le bouturage et l'installation de la jeune plante, mais elles semblent ne jouer aucun rôle dans la flottaison ou l'ancrage de l'organe isolé. Ces racines sont à peu près constantes chez certaines espèces (*N. aquatica* d'Amérique du Nord par exemple, 9), tandis qu'un bon nombre de taxons semblent incapables de produire de tels organes. Ce caractère est taxonomiquement intéressant, bien qu'il ne puisse être apprécié que sur du matériel bien développé.

FEUILLES.

Il serait banal de dire que la feuille de *Nymphoides* ressemble étrangement à celle de Nymphéa ou de Nénuphar. Poussant l'analyse un peu plus loin, on peut reconnaître différentes sortes de feuilles chez *Nymphoides*, et nous allons voir l'intérêt taxonomique que l'on peut en tirer.

a) Feuilles submergées.

Il semble bien que tous les *Nymphoides* soient susceptibles de produire des feuilles submergées aux stades juvéniles ou lors d'une brusque élévation du niveau de l'eau. La plupart du temps, ces feuilles à limbe spatulé, semi-translucide, ondulé (23, p. 223), ne sont que l'indice d'un état transitoire, et sont disparues à l'époque de la floraison.

Cependant, certaines annuelles à cycle probablement bref conservent à l'état adulte une rosette de petites feuilles ulviformes submergées; ce caractère traduit une biologie de type thérophytique, liée à des biotopes qui ne sont que très temporairement favorables à la plante : aussi le voit-on « potentiel » chez certaines espèces où il ne se réalise pas constamment; c'est le cas de *N. elegans*, chez qui les feuilles submergées sont fréquentes, et de *N. rautaneni*, où elles sont occasionnelles. Par contre, l'asiaticomalais *N. parvifolia* le montre de façon à peu près constante.

b) Feuilles flottantes.

Ce sont les feuilles étalées sur l'eau, le plus souvent suborbiculaires, évoquant celles des Nymphéas.

Feuilles flottantes végétatives.

Sur les stolons, il n'existe de feuilles flottantes végétatives que chez les espèces à stolons de « type *N. peltata* »; chez les espèces à stolons strictement sympodiaux, les feuilles végétatives, lorsqu'elles existent, ne sont portées que par la souche enracinée. Le pétiole est assez long pour que le limbe s'épanouisse à la surface de l'eau, et l'on n'observe, un peu au-dessous du limbe, aucune structure évoquant un nœud florifère, même avorté, ni aucun passage tige-pétiole comme on en voit au niveau des inflorescences.

Les feuilles végétatives constituent une rosette périphérique aux feuilles florifères (fig. 1, *A* et *B*. « Fv »). Elles ne s'observent pas chez les espèces stolonifères africaines à l'état adulte, il semble qu'elles n'y puissent exister qu'à un stade juvénile, par contre, elles sont normales chez d'autres espèces stolonifères comme *N. peltata* par exemple. Leur présence chez une plante fleurie constitue un caractère taxonomique intéressant.

Feuilles florifères.

— *Pétiole des feuilles florifères.* La souche ne porte pas directement les feuilles associées aux inflorescences, malgré l'aspect uniforme des pétioles ou tiges qui en sont issus; chez *Nymphoides bosseri*, cette uniformité est particulièrement remarquable : les tiges (portant les inflorescences) et les pétioles des feuilles végétatives sont de la même façon engainants à la base. C'est pourquoi on a pu utiliser d'une manière imagée le terme de pseudo-pétiole (« false petiole » de BAKER & BROWN, 4) pour définir, dans les descriptions pratiques, le long entrenœud unique séparant la souche de l'inflorescence. Cependant (fig. 2) les structures anatomiques comparées de pseudo-pétiole et vrai pétiole sont distinctes. Le pétiole vrai n'existe qu'entre le nœud florifère où il est inséré et le limbe foliaire; sa longueur varie à la fois selon les espèces, et selon la vigueur et les conditions de vie de la plante; l'utilisation taxonomique de cette donnée exige donc des précautions. Chez certaines espèces, le pétiole n'excède jamais quelques millimètres de long (*N. rautaneni*, *N. forbesiana*, *N. bosseri*, et bien d'autres espèces que nous qualifierons de petites). Chez d'autres (*N. indica*, *N. brevipedicellata*), il dépasse généralement une quinzaine de millimètres et peut atteindre plusieurs centimètres, mais les individus chétifs, souffrant par exemple de la baisse des eaux, présentent un appareil végétatif réduit et le pétiole de leurs feuilles peut ne mesurer qu'à peine 1 cm. L'observation d'un grand nombre de spécimens permet de définir les longueurs les plus fréquentes chez les individus normalement développés, et les variations extrêmes présentées par une espèce; autant que possible, il faut s'efforcer de n'utiliser taxonomiquement que les longueurs mesurées sur des individus moyens bien développés; les valeurs extrêmes observées n'ont qu'une signification indicative : il est toujours possible de trouver des individus très appauvris ou luxuriants qui sortent de ce cadre.

— *Stipules*. La jeune inflorescence est contenue entre deux oreillettes plus ou moins scarieuses, situées de part et d'autre de la base du pétiole (Pl. 3, A); on peut y reconnaître des stipules. Les oreillettes stipulaires brèves, arrondies, légèrement concaves chez la plupart des espèces africaines, sont au contraire longuement triangulaires, acuminées, presque spathacées chez *N. bosseri*. Hors d'Afrique, chez *N. peltata* par exemple, elles peuvent se présenter comme les oreillettes scarieuses d'une base de pétiole longuement engainante.

— *Forme du limbe*. Le limbe des feuilles, le plus souvent orbiculaire, s'étale à la surface de l'eau et flotte; il rappelle beaucoup celui des *Nymphæa*; son contour arrondi se prolonge en oreillettes, l'attache du pétiole se trouvant plus ou moins centrale.

La base du limbe s'échancre en un sinus parfois si resserré que les marges se recouvrent sur une certaine longueur près du pétiole (Pl. 4, J), mais la feuille n'est pas réellement peltée: le pétiole s'évase largement à son sommet, et tout au plus, en certains cas, le limbe se referme-t-il sur à peine 1 mm à la pointe du sinus. Les caractères du sinus ne peuvent guère être utilisés taxonomiquement; leurs variations semblent largement liées aux conditions trophiques de croissance de la plante.

Les feuilles des espèces africaines sont entières sur leurs marges, et si certains auteurs (4) ont pu les dire parfois crénelées c'est sans doute par confusion avec des feuilles de *Nymphæa* croissant à proximité. Cependant, les limbes de *N. crenata* ou *N. peltata* par exemple peuvent être crénelés, le sommet des dents correspondant aux nervures.

Le contour du limbe est soit orbiculaire (le plus souvent), soit allongé; on trouve là une donnée taxonomique utilisable, à condition de définir ces variations avec quelque rigueur.

Malgré sa forme remarquablement simple, le limbe se compose de deux zones distinctes, la partie principale et les oreillettes; la partie principale, organisée de part et d'autre de la nervure médiane, prolonge le pétiole, tandis que les oreillettes constituent le retour (fig. 5, A). La plus grande largeur de la feuille se situe à un niveau proche de celui où s'attache le pétiole; c'est dans cette région élargie que le lobe principal passe aux oreillettes.

Chez tous les *Nymphoides* africano-malgaches, les oreillettes se développent de telle sorte qu'elles s'inscrivent, à peu de choses près, dans un demi-cercle défini par la plus grande largeur du limbe (Pl. 4). Le lobe principal, au contraire, ne présente pas une telle homogénéité: lorsque le limbe a une forme allongée, c'est à l'allongement relatif de ce lobe médian qu'il la doit. En effet, si l'on poursuit le tracé du cercle défini par la plus grande largeur du limbe, on constate qu'il correspond assez bien au contour du lobe médian dans le cas des feuilles orbiculaires (fig. 4, 1-6); mais chez certaines espèces, ce lobe déborde largement le cercle (fig. 4, 7-9), sa forme est plus proche d'une ogive que d'un demi-cercle.

Il est intéressant de remarquer que si la forme générale du limbe se modifie au cours de sa croissance, l'allongement relatif du lobe principal

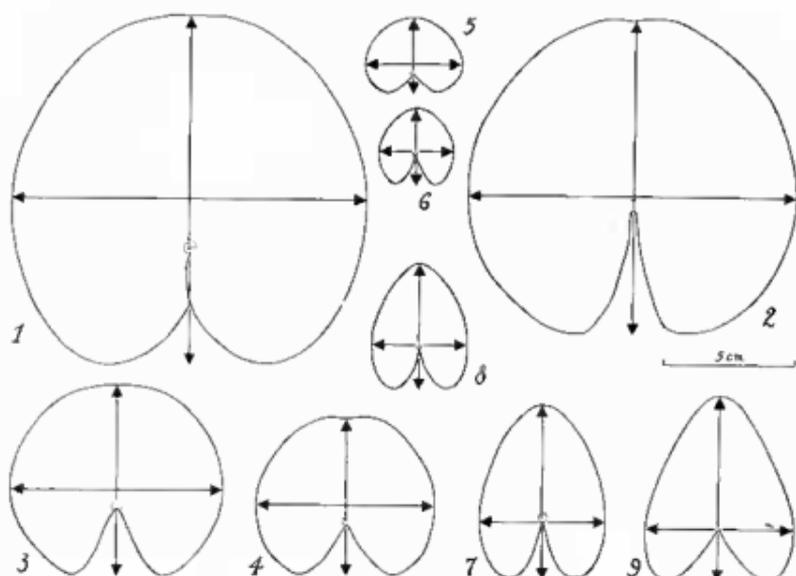


Fig. 4. — Quelques formes foliaires chez les *Nymphoides* africano-malgaches : 1, *N. indica*; 2, *N. brevipedunculata*; 3, *N. ezannoi*; 4, *N. rautanenii*; 5, *N. guineensis*; 6, *N. elegans*; 7, *N. tenuissima*; 8, *N. milnei*; 9, *N. bosseri*. — Les flèches matérialisent les plus grandes longueur et largeur du limbe; le contour est suborbiculaire chez certaines espèces (1-6), tandis qu'il s'éloigne notablement du cercle chez d'autres (7-9).

n'est guère affecté par ce développement dès que sont dépassés les stades primodiaux. Les ébauches des feuilles orbiculaires prennent rapidement une forme triangulaire, puis les très jeunes feuilles se cordent à la base mais restent triangulaires - en coin au sommet (fig. 5, B); bien que n'ayant pas encore acquis sa forme arrondie, le lobe principal s'inscrit toutefois dans le cercle défini par la plus grande largeur : il semble que le rapport allongement du lobe principal à plus grande largeur soit fixé très tôt au cours de la croissance du limbe, et de toute façon bien avant qu'elle soit terminée.

Tout se passe comme si la croissance en largeur de la feuille ne se faisait pas de façon homogène le long de ses marges; il se produirait un élargissement très précoce de la zone-limite entre lobe principal et oreillettes, aussi précoce que l'allongement du lobe principal et précédant l'allongement des oreillettes en direction opposée (fig. 5, B); ainsi, très tôt se trouverait à peu près atteint le rapport longueur-largeur de la feuille, qui croîtrait ensuite de façon homothétique. Ayant acquis une forme triangulaire par le jeu de son allongement et de l'élargissement précoce de sa base, le lobe principal n'arrondirait son contour que tardivement; une croissance marginale limitée à ce lobe (ou tout au moins beaucoup plus intense à son niveau), et non pas égale tout le long des bords du limbe, semble pouvoir être invoquée. Cette hypothèse appelle quelques remarques :

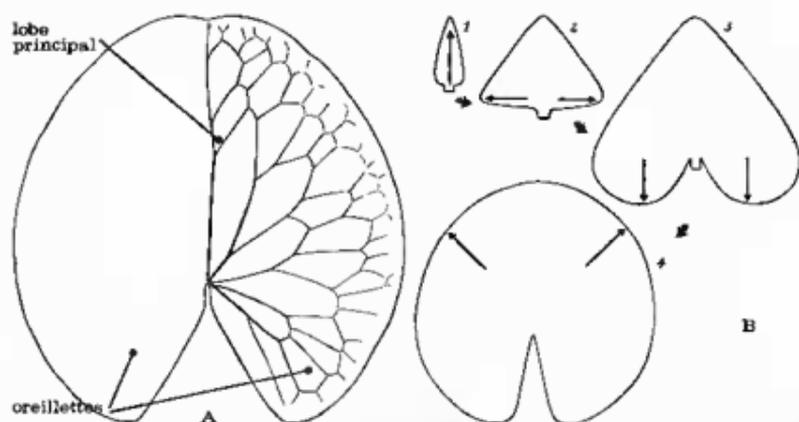


Fig. 5. — Édification du limbe chez *Nymphoides brevipedicellata*. — A, limbe adulte; les trois territoires reconnus dans son interprétation sont indiqués. — B, les phases de croissance successives du limbe (représentation schématique); les flèches indiquent les directions de croissance; 1, allongement de l'ébauche; 2, élargissement de la base du limbe et acquisition précoce des proportions qu'il conservera au cours de son développement ultérieur; 3, développement des oreillettes; 4, arrondissement tardif par un phénomène de croissance marginale qui semble n'affecter que le lobe principal.

— La forme orbiculaire des feuilles de la plupart des espèces de *Nymphoides* n'est pas due à une croissance marginale régulièrement répartie sur toute la périphérie du limbe; les territoires appelés ici partie principale d'une part, oreillettes d'autre part, malgré leur apparente virtualité dans des feuilles de forme aussi simple, ont des modes de croissance distincts qui leur donne une réelle individualité. On ne peut ici qu'évoquer la feuille trifoliolée de *Menyanthes*, genre évidemment affine de *Nymphoides*, chez qui ces trois territoires seraient, à la suite d'un développement de même type, isolés les uns des autres.

— La forme allongée du limbe chez certaines espèces (*N. bosseri*, *N. tenuissima*, *N. milnei*) ne peut être imputée à un simple défaut de croissance marginale tardive, il semble que les proportions du lobe médian soient à peu près définies dès les stades très jeunes du développement.

— En corollaire, l'allongement du lobe principal constitue un caractère utile à la taxonomie; il ne doit pas être confondu avec une forme vaguement triangulaire de ce lobe qui, elle, peut n'être qu'un aspect transitoire dû à une croissance imparfaite; c'est pourquoi nous considérons que le *N. humilis* se place parmi les espèces à feuilles isodiamétriques malgré l'apex en coin des rares feuilles normales que nous connaissons de cette plante.

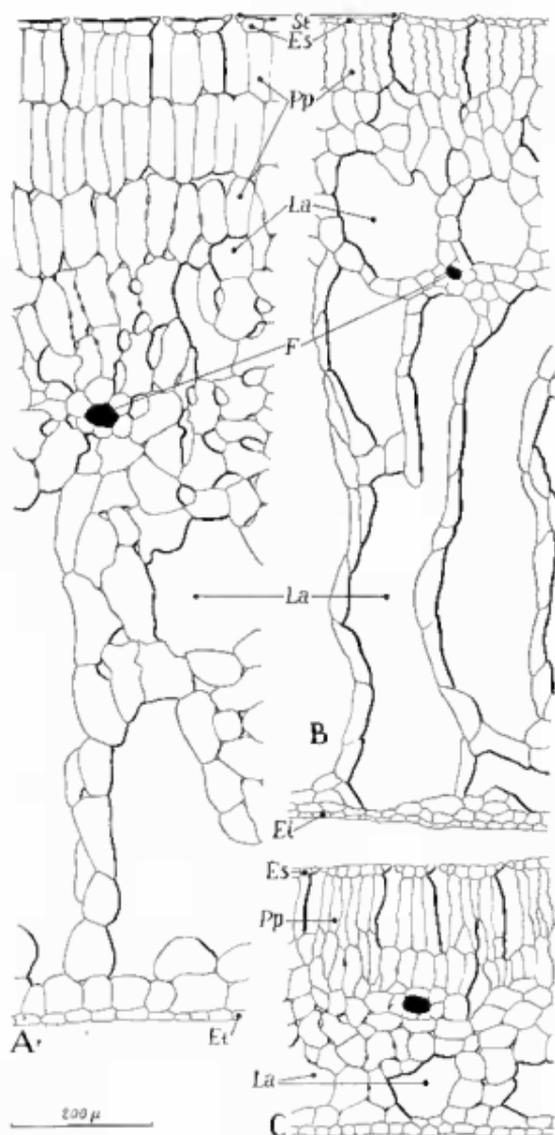
Il faut signaler ici un cas très curieux de modification du limbe sous l'influence de conditions écologiques extrêmes; ce phénomène ne nous est connu que par une seule récolte, abondante et homogène, et il semble préférable de la placer dans l'espèce *N. humilis* (dont elle partage les caractéristiques).

tères de fleur et de fruit) sans accorder, en l'état actuel de nos connaissances, d'importance taxonomique à sa physionomie très particulière et exceptionnelle. L'échantillon de *Wailly 5353* fut récolté dans les violents courants tourbillonnaires du Niger franchissant les rapides de Fafa, près de Gao; nous sommes certes très loin des mares herbeuses et vaseuses, des collections d'eau stagnantes, des ruisseaux calmes, habitats ordinaires des *Nymphoides*, ses feuilles, ne pouvant se maintenir en surface, battues par le flot, flottaient entre deux eaux, entraînées par le courant. Le limbe finement membraneux est ondulé et non plan; son contour est ovale, non cordé à la base : les premiers stades du développement semblent avoir été très affectés par les conditions exceptionnelles dans lesquelles la jeune feuille a crû; les oreillettes manquent et l'élargissement précoce du limbe est imparfait. Il faut signaler un échantillon de l'herbier D'ALLEIZETTE, conservé à Leiden, identique en tous points à cette récolte de *Wailly 5353* (feuilles visiblement battues par un fort courant, fleurs et fruits) et prétendument récolté près de Fort-Lamy (Tchad) : les deux échantillons sont si semblables, et la région de Fort-Lamy est si plate, qu'une telle récolte n'a pu être faite en eau calme, et il semble bien qu'il ne s'agisse que d'un même échantillon (voir plus loin, seconde partie de cet article).

— *Nervation et texture du limbe.* Les nervures principales, rayonnant autour du sommet du pétiole, présentent quelques rares bifurcations puis, ayant parcouru au moins la moitié du rayon du limbe, se résolvent en un réseau périphérique de nervilles (fig. 5, A); elles sont en général au nombre de 9; la médiane et les 2 nervures majeures de chaque côté constituent un ensemble de 5 nervures en patte d'oie qui pourrait représenter la trame architecturale du lobe foliaire principal; les deux dernières nervures de chaque côté, plus rapprochées entre elles que ne le sont les autres, correspondraient alors aux oreillettes. Que le limbe soit orbiculaire ou non, sa nervation suit toujours ce schéma.

Le limbe présente une dorsiventralité très marquée; la face supérieure, seule émergée, difficilement mouillable, est d'un vert plus ou moins sombre, parfois teinté de rougeâtre; la face inférieure, en contact avec l'élément liquide, est d'une couleur variant du vert très pâle au rouge violacé. Anatomiquement (20), l'épiderme supérieur, fortement cutinisé et très stomatifère, repose sur un parenchyme chlorophyllien palissadique; l'épiderme inférieur au contraire, sans cuticule ni stomates, passe à un mésophylle très lacuneux; cette structure fondamentale montre des variations quantitatives qui traduisent la consistance du limbe.

Nous distinguerons, macroscopiquement, trois types de limbes selon leur consistance : coriace et vernissé chez certaines espèces, mince et papyracé chez d'autres, le limbe peut encore être épais et spongieux à sa face inférieure. A ces catégories, définies empiriquement, correspondent des variantes de la structure anatomique, et il est possible de définir de façon assez rigoureuse le caractère, taxonomiquement utilisable, de texture du limbe; bien entendu, des conditions écologiques exceptionnelles ou l'âge avancé d'une feuille peuvent modifier l'aspect d'un limbe et l'on ne devra



Pl. 6. — Coupes transversales de limbes foliaires chez *Nymphoides* : trois exemples illustrant les trois types de texture reconnus : A, *N. indica* (J. & A. Raynal 9476), limbe épais et coriace, parenchyme palissadique bien développé, lacunes peu importantes au-dessus du niveau de la vascularisation. B, *N. ezannol* (Peyre de Fabrègues 2232), limbe spongieux, parenchyme palissadique réduit à une seule assise, lacunes extrêmement développées même au-dessus du niveau vasculaire. C, *N. elegans* (Bossert 17880), limbe mince et papyracé, parenchyme palissadique bien développé, pas de mésophylle au-dessus du niveau vasculaire, lacunes réduites. — *Ei*, épiderme inférieur; *Es*, épiderme supérieur; *F*, faisceau cribro-vasculaire; *La*, lacune aérée; *Pp*, parenchyme palissadique; *St*, stomate.

observer que des feuilles normalement développées, adultes mais encore jeunes.

Le limbe mince et papyracé de *N. elegans* ou *N. milnei* par exemple se caractérise par un faible développement de l'aérenchyme; le parenchyme palissadique occupe tout le volume compris entre l'épiderme supérieur et le plan dans lequel se développe le réseau vasculaire : l'aérenchyme n'existe qu'au-dessous de ce plan. Les lacunes, restreintes, sont séparées par des travées comparativement importantes (fig. 6, C).

Le limbe coriace et vernissé d'un grand nombre d'espèces montre un parenchyme palissadique bien développé (à plusieurs couches cellulaires) et un aérenchyme également bien développé ; le mésophylle lacuneux s'étend un peu au-dessus du plan du réseau vasculaire, mais les lacunes y sont petites; sous le plan de vascularisation, au contraire, se développent de vastes lacunes, séparées toutefois entre elles par d'épaisses travées parenchymateuses (fig. 6, A) (voir également *N. peltata*, 20).

Le limbe dit ici « spongieux à la face inférieure », rencontré dans la seule espèce *N. ezannoi*, montre un extrême développement de l'aérenchyme, tandis que le parenchyme palissadique est réduit à une seule assise cellulaire. De nombreuses lacunes envahissent le mésophylle, au-dessus du plan de vascularisation; au-dessous, les lacunes deviennent vastes, et ne sont séparées que par des travées ténues épaisses le plus souvent d'un seul rang de cellules étirées (fig. 6, B).

L'épiderme inférieur présente encore un caractère intéressant; il comporte, ainsi que celui de toutes les parties immergées (en particulier tiges, pétioles, pédicelles, calices...), des îlots brun-violacé parfois surélevés en verrues, où les cellules épidermiques sont tannifères, chlorophylliennes, à parois droites et épaisses, caractères qui les distinguent nettement des cellules environnantes à parois ténues et sinueuses (20). Ces macules pourprées existent, plus ou moins abondantes et saillantes, chez tous les *Nymphoides* africano-malgaches, sans qu'elles puissent permettre de définir un critère de distinction taxonomique. Elles sont plus nombreuses chez les espèces à feuilles coriaces et, souvent verruqueuses, peuvent alors rendre le dessous du limbe rugueux; mais il semble qu'elles sont d'autant mieux développées que la plante croît dans un climat (ou des conditions locales) ensoleillé. Chez les espèces à feuilles fines, ces macules sont parfois très évidentes, et d'autres fois à peine discernables; ici encore, les conditions écologiques et saisonnières semblent directement liées à ces variations.

EN RÉSUMÉ, l'appareil végétatif des *Nymphoides* africano-malgaches nous suggère quelques remarques d'ordre général :

— Les particularités de l'appareil végétatif sont directement liées au mode de vie aquatique de ces plantes.

— Les longues tiges flottantes de certaines espèces (par exemple *N. peltata* et quelques taxons asiatiques) présentent une architecture différente de celle des *Nymphoides* stolonifères africains; ces deux structures ont été analysées à la fin du siècle dernier (11, 27) mais déjà GRISEBACH

avait utilisé cette différence pour confirmer la distinction de deux sections à l'intérieur du genre (12).

— Les *Nymphoides* africains montrent que toutes les espèces ne sont pas susceptibles de produire des stolons flottants; les plantes non stolonifères sont constituées simplement de tiges qui rayonnent autour de la souche enracinée, tiges unifoliées terminées par une inflorescence et dont la croissance ne se poursuit pas au-delà. Ce développement tronqué s'observe chez des espèces annuelles (fig. 1, A) et vivaces (fig. 1, B); parmi ces dernières, il faut citer *N. bosseri* déjà caractérisé par son rhizome rampant, et *N. thunbergiana* qui ne produit de stolons qu'exceptionnellement, semble-t-il.

— Les espèces stolonifères sont capables de couvrir efficacement les surfaces d'eau libre à partir d'un petit nombre d'individus. Elles peuvent également accroître rapidement le nombre des pieds enracinés; chaque nœud comportant une feuille (et son bourgeon axillaire végétatif), une inflorescence et quelques racines adventives peuvent facilement acquérir une vie autonome s'il vient à être isolé de la souche-mère; par ailleurs, à la baisse des eaux, les nœuds peuvent s'enraciner dans la vase (fig. 1, C). Le caractère stolonifère s'accompagne d'un pouvoir de multiplication végétative intense que l'on n'observe nullement chez les espèces non stolonifères. Des clones peuvent se développer aboutissant à l'établissement de populations où la reproduction sexuée perd de son importance.

— Il semble que la croissance en largeur des limbes orbiculaires ne se produise pas de façon égale et régulière sur leur circonférence.

— Outre l'anatomie (16), certains caractères végétatifs tels que la présence d'appendices en forme de stipules confirment qu'il est préférable de distinguer les *Menyanthaceæ* des *Gentianaceæ*.

INFLORESCENCE.

Alors que les genres étaient encore confondus, la nature de l'inflorescence avait déjà permis à SAINT-HILAIRE (22) de distinguer un groupe qu'il nommait « *Villarsia à ombelles* », montrant ainsi combien l'inflorescence à elle seule caractérisait ces plantes.

Nous avons vu (fig. 1 et 3) l'aspect particulier de ces inflorescences contractées portées par des tiges flottantes ressemblant à de longs pétioles; chez tous les *Nymphoides* africano-malgaches, et surtout chez les espèces stolonifères, l'édification du système caulinaire flottant est indissociable du développement de l'appareil inflorescentiel puisqu'il n'est pas d'élément caulinaire flottant sans une inflorescence qui le termine. Nous avons vu en effet qu'on doit attribuer à chaque inflorescence une position terminale par rapport au rameau qui la porte (pl. 3, A et B); mais la structure de l'inflorescence elle-même est beaucoup moins évidente que sa position dans l'architecture de la plante.

Les fleurs, plus ou moins nombreuses, sont portées par des pédicelles tous égaux et insérés en un glomérule trop compact pour qu'aucune structure

caulinaire y soit discernable; de courtes bractées membraneuses accompagnent les pédicelles à leur base; une simple observation des éléments qui la constituent ne permet point de comprendre une telle inflorescence. L'ordre d'apparition des fleurs montre toutefois sa nature définie : la première fleur épanouie a une position centrale par rapport aux suivantes; ceci s'observe au début de la floraison d'un glomérule (pl. 3, A), et est démontré par les études ontogéniques d'inflorescences telles que celles de WAGNER (27) ou GOEBEL (11). Mais l'ontogénie elle-même ne fournit guère d'éléments permettant d'interpréter l'édification de l'inflorescence; il est en effet délicat de faire le départ entre glomérules résultant de la contraction d'un racème à floraison basipète, ou d'une cyme; si les auteurs ont souvent attribué une nature cymeuse à l'inflorescence des *Nymphoides*, il semble que ceci demande encore à être confirmé.

Le nombre de fleurs par inflorescence varie très largement selon les espèces, et également selon la vigueur des individus; chez *Nymphoides ezannoi* par exemple, le nombre de fleurs varie de 4 à une quarantaine, la moyenne se situant vers 18, et les échantillons ayant moins de 10 fleurs par inflorescence représentant à peine 10 % du total. Au contraire, les inflorescences de *N. guineensis* comprennent de 1 à 7 fleurs, la moyenne se situant vers 4. On doit en conclure que si la richesse des inflorescences peut varier dans une large mesure en fonction des conditions trophiques et saisonnières de croissance des plantes, elle peut toutefois fournir un critère de distinction spécifique non négligeable, à condition de faire porter les observations sur un nombre suffisant d'individus normalement développés et dont on aura soigneusement écarté les spécimens notoirement appauvris.

Pour que ce caractère soit pratiquement utilisable, on doit se borner à y reconnaître deux grandes classes, sans chercher à caractériser numériquement chaque espèce, ce qui s'accompagnerait d'une large zone de confusion au niveau des valeurs marginales de chaque taxon. C'est pourquoi nous nous bornerons à reconnaître des espèces à inflorescences pauciflores (ayant moins de 10 fleurs par glomérule, même chez les individus très bien développés), ou multiflores (n'ayant qu'exceptionnellement moins de 10 fleurs par glomérule, ceci chez des individus de toute évidence appauvris).

Les bractées finement membraneuses qui accompagnent les pédicelles floraux sont généralement courtes et obtuses; cependant, chez *N. bosseri*, elles sont triangulaires-aiguës et atteignent 1 cm de long; les bractées des fleurs situées à la périphérie de l'inflorescence sont toujours les mieux développées, elles doivent seules être observées. Il faut noter qu'il semble y avoir une corrélation entre les tailles des bractées et des oreillettes stipulaires : elles sont longues et aiguës chez *N. bosseri*.

La longueur des pédicelles floraux varie d'une espèce à l'autre; bien sûr, les individus appauvris ou particulièrement luxuriants montrent des pédicelles plus courts ou plus longs que la moyenne, mais si l'on prend soin d'écarter les échantillons extrêmes, on trouve là encore un caractère taxonomiquement utile. Plusieurs espèces (*N. ezannoi*, *rautaneni*, *tenuissima*, *bosseri*...) ont des pédicelles longs de moins de 20 mm, n'atteignant 25 mm

qu'exceptionnellement. D'autres espèces (*N. indica*, *forbesiana*, *thunbergiana*) ont au contraire des pédicelles dépassant très généralement 40 mm, et souvent beaucoup plus longs. Enfin, quelques espèces (*N. brevipedicellata*, *elegans*, *humilis*) se placent entre ces deux classes sans toutefois s'y confondre : les pédicelles de *N. brevipedicellata* par exemple varient en longueur de 15 à 60 mm, mais la moyenne se situe vers 30 mm, et près de 90 % des échantillons présentent des pédicelles compris entre 20 et 40 mm. Ainsi nous parvenons à grouper les *Nymphoides* africano-malgaches en trois catégories selon la longueur des pédicelles : espèces à pédicelles longs de moins de 20 (-25) mm, compris entre 20 et 40 mm, et dépassant 40 mm.

EN RÉSUMÉ, l'inflorescence des *Nymphoides* africano-malgaches appelle les remarques suivantes :

— chez toutes les espèces étudiées, le développement de l'appareil caulinaire flottant n'est que le résultat du développement d'inflorescences successives (ce qui n'est pas le cas chez les espèces du type architectural de *N. peltata*),

— la nature — cyme ou racème défini contractés — de l'inflorescence semble homogène dans tout le genre, mais de nouvelles études seraient nécessaires pour justifier un choix entre ces deux hypothèses,

— taxonomiquement, on peut utiliser des caractères quantitatifs fournis par l'inflorescence (nombre de fleurs, longueur des pédicelles) à la condition de ne baser les observations que sur des échantillons normalement développés ou sur des moyennes de population établies en saison favorable.

FLEUR.

La fleur des *Nymphoides*, dressée hors de l'eau, épanouit une corolle délicatement ornée de poils ou de crêtes fragiles, abritant des glandes plus ou moins développées ou complexes, et toute suintante d'un abondant nectar sucré; elle exhale un parfum léger et frais, plus sucré, plus doux, moins acidulé que celui dégagé par la plante entière lorsqu'on la sort de l'eau. Fugace, elle s'ouvre tôt le matin et se fane dès les heures chaudes de la journée : la corolle s'effondre alors en un magma gluant et poisseux.

Typiquement pentamère, la fleur présente cependant parfois des phénomènes de pléiomérie; mais si les fleurs 6-, 7-, 8-mères ou plus sont fréquentes chez certaines populations asiatiques, il faut remarquer que les fleurs non pentamères sont rarissimes en Afrique.

Une hétérostylie très marquée se rencontre chez de nombreuses espèces, mais ce n'est pas un caractère général.

CALICE.

Très homogène dans le genre, il est constitué de 5 sépales linéaires-lancéolés, arrondis au sommet, pratiquement libres entre eux; vert clair

plus ou moins lavé de pourpre, il porte des macules épidermiques tannifères. Le calice présente, dans le jeune bouton, une préfloraison contortée qui devient rapidement indistincte lorsque l'accroissement de la corolle gonfle le bouton.

A l'anthèse, les sépales demeurent dressés, appliqués au tube de la corolle, sauf dans quelques cas (*N. indica*) où ils s'étalent en une roue à la base de la corolle; dès après l'anthèse, ils se redressent et, chez toutes les espèces étudiées, s'appliquent au jeune fruit.

COROLLE.

— Couleur.

Toujours brillamment colorée, la corolle peut être, selon les espèces, blanc pur (*N. ezanoi*), blanche à œil jaune (*N. indica*, *brevipedicellata*, *bosseri...*), jaune clair uni (*N. thunbergiana*) ou jaune d'or (*N. forbesiana*, *guineensis*).

La couleur des fleurs est évidemment un caractère que l'on ne peut étudier que sur plantes vivantes : invisible en herbier, il est très rarement noté avec précision par les collecteurs; la suspicion habituelle, souvent justifiée, que portent les taxonomistes à la coloration des corolles, venant s'ajouter à l'insuffisance des collections, a tout naturellement conduit certains auteurs modernes à considérer la couleur des fleurs comme un caractère fluctuant : ainsi MARAIS & VERDOORN (17) laissent-ils entendre que la fleur peut varier graduellement du blanc au jaune par un stade intermédiaire bicolore.

Cependant, toutes les observations faites dans la nature par nous-même ou par des collègues s'accordent sur la constance de la couleur de la corolle à l'intérieur d'un taxon. J'ai moi-même vu *N. forbesiana* fleurir d'un même jaune d'or intense et uni au Cameroun et en Côte d'Ivoire, *N. indica* porter les mêmes fleurs blanc pur à centre jaune vif au Cameroun, au Mali et au Sénégal; cette corolle se retrouve identique dans les populations d'Amérique ou du Pacifique SW. *N. brevipedicellata*, que j'ai pu observer en bien des points, du nord au sud du Cameroun, montre des fleurs toujours exactement colorées comme celles de *N. indica*, mais de nombreuses différences de forme et de taille arrêtent là la ressemblance. Si un type de coloration de la corolle peut être commun à plusieurs espèces, il semble bien qu'aucune variation intraspécifique n'ait jamais été réellement observée.

— Morphologie.

La corolle comprend un tube évasé en cloche terminé par 5 lobes égaux étalés en roue à l'anthèse; si elle porte de nombreux appendices sur sa face interne, sa face externe est toujours glabre. La taille de la corolle varie beaucoup d'une espèce à l'autre, mais il est pratiquement très délicat d'apprécier la longueur d'un organe aussi fragile : les rétractions sont importantes lors de la dessiccation de ces tissus ténus, et les erreurs sont

aisées; cependant, en ne se basant que sur des spécimens frais, préservés dans l'alcool ou encore exceptionnellement bien desséchés, il est possible d'évaluer cette longueur. La mesure portant sur la longueur du tube et d'un lobe, dans le prolongement l'un de l'autre, donne des valeurs comparables même si elle est faite sur du matériel conservé de diverses manières; c'est pourquoi nous avons tenu à exprimer par cette longueur la taille de la corolle, en négligeant volontairement le diamètre de la corolle à l'anthèse, donnée qui cependant parle immédiatement à l'esprit et s'estime aisément au vue d'une plante vivante, mais qu'il est trop souvent impossible d'évaluer sur matériel conservé.

On peut alors distinguer des espèces à grandes fleurs, excédant 15 mm de long (*N. indica*, *thunbergiana*, *bosseri*), d'autres à fleurs petites, n'atteignant pas 10 mm (*N. ezanoi*, *guineensis*...) et d'autres enfin à fleurs moyennes, comprises entre ces deux valeurs (*N. brevipedicellata*, *forbesiana*...). Il faut noter que si la taille des fleurs varie en fonction des conditions écologiques et saisonnières, l'amplitude de cette variation n'est pas comparable à celle que nous avons mise en évidence pour la longueur des pétiotes ou des pédicelles floraux par exemple : comme on le remarque habituellement, la grandeur des organes floraux dépend moins des conditions de vie que celles des parties végétatives.

Les pétales sont réunis en un tube plus ou moins long; il est particulièrement court chez *N. bosseri*, *rautaneni*, *tenuissima*, où il n'atteint pas le tiers de la longueur totale de la corolle.

Le tube corollin porte l'androcée sur sa face interne; les filets des 5 étamines sont adnés sur une grande partie de sa hauteur; les « glandes interstaminales », plus ou moins développées et différenciées selon les espèces, alternent avec les étamines : elles sont insérées sur les nervures médianes pétales. En dehors de ces deux cycles d'organes, la paroi interne du tube ne porte ni poils ni ornements.

Les lobes de la corolle, lancéolés, portent des appendices fragiles qui leur donnent un aspect très particulier et peuvent, parfois, changer même leur contour. Chez certaines espèces (*N. indica*, *brevipedicellata*...) la face interne du lobe est entièrement couverte de poils villoses pluricellulaires, presque charnus lorsque turgescents, atteignant 2 mm de long, fragiles, s'effondrant à la fanaison en une colle sucrée; il est impossible de discerner une disposition particulière, un ordre d'implantation des éléments de cette toison. Chez d'autres espèces, comme *N. elegans*, le lobe porte des franges de villosités le long des marges et de la nervure médiane; il semble que chaque frange corresponde en fait à une membrane finement et profondément laciniée : la structure de ces corolles ne serait alors qu'une variante de la suivante. Enfin, chez *N. ezanoi*, ou *N. cristata* des Indes, les lobes sont ornés de trois fines membranes longitudinales : deux, placées sur les marges, viennent élargir chaque lobe vers son sommet tandis que la troisième, dressée le long de la nervure médiane, forme une crête tenue et ondulante (fig. 7); outre ces membranes, les lobes portent des touffes de poils à leur base. Il faut encore citer un type d'ornementation pétales, plus simple que les précédents, et absent du groupe africano-

malgache, que l'on rencontre par exemple chez *N. peltata* ou *N. parvifolia* : chaque lobe ne porte que des ailes marginales, sans aucune ornementation le long de la nervure médiane; hors quelques petits poils vers sa base, le lobe est lisse à sa face supérieure.

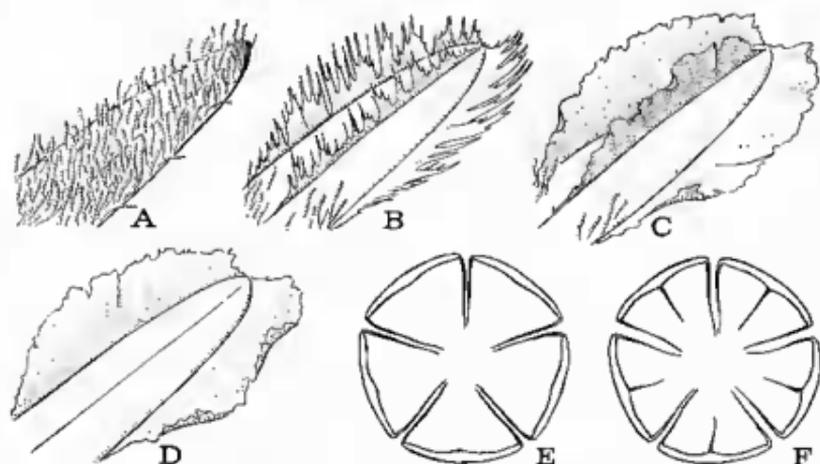


Fig. 7. — Ornementation des lobes de la corolle chez quelques *Nymphoides* (face interne) : A, lobe vilveux (*N. indica* par exemple); B, lobe fimbrié (*N. elegans* par exemple), dans certains cas (*N. forbesiana* par exemple) les villosités, limitées ici à la base du lobe, peuvent être beaucoup plus étendues; C, lobe cristé (*N. ezannoi* par exemple); D, lobe marginé (*N. peltata* par exemple). — Coupes schématiques du sommet de bouillons floraux montrant la disposition des appendices pétales (marges et crêtes) : E, *N. peltata*; F, *N. ezannoi*, une espèce à lobes fimbriés non vilveux donnerait une image semblable.

L'ornementation des pétales, parfaitement stable dans chaque taxon, donne d'excellents critères de distinction; malheureusement, la texture de ces organes rend presque impossible leur observation en herbier; tout au plus peut-on reconnaître avec certitude les fleurs à pétales cristés de celles à pétales poilus-vilveux; sur les fleurs séchées, l'ordre d'insertion des poils collants, écrasés et brisés, ne peut plus se déceler, et il apparaît impossible de distinguer pétales fimbriés (ornés de 3 lignes de poils) ou entièrement vilveux. C'est là une perte d'information regrettable, d'autant plus que plusieurs espèces étudiées ici ne nous sont connues que par du matériel sec.

ANDROCÉE.

Nous réunissons ici les deux cycles d'organes portés par le tube de la corolle, soit les étamines et les glandes interstaminales.

— Étamines.

Le filet staminal, adné au tube de la corolle sur une longueur assez importante, y apparaît comme un bourrelet plus ou moins saillant; chez

N. brevipedicellata, son individualité par rapport à la corolle est très marquée; il forme un net contrefort au tube. Il semble que la coloration du filet ne soit pas différente de celle du tube.

Dans sa partie supérieure, libre, de la corolle, le filet s'atténue progressivement et, à l'anthèse, tend à prendre une double inflexion.

L'anthère, introrse, dorsifixe, déhiscente par des fentes latérales, jaune ou violacée, contient un pollen jaune.

Chez les espèces à fleurs hétérostylées, les étamines sont susceptibles de se présenter sous deux aspects : les fleurs à style court portent des étamines à long filet et anthère grande, celles à style long ont des filets courts et des anthères nettement plus petites; seule la longueur de la partie libre des filets varie, la partie adnée au tube corollin étant sensiblement la même dans les deux types de fleurs.

La morphologie des étamines est assez homogène dans le genre, cependant la longueur des anthères permet, chez les *Nymphoides* africano-malgaches, la distinction de groupes d'espèces; les variations dues à l'hétérostylie obligent à préciser les conditions d'observation : la mesure des anthères ne porte que sur les plus grandes, c'est-à-dire celles des fleurs brévistylées (si les fleurs sont homéostylées, toutes les anthères sont équivalentes). Selon ce caractère, on peut classer les espèces en trois groupes : à anthères courtes (< 1 mm), moyennes (1-1,8 mm) et longues (> 1,8 mm).

— *Staminodes glanduleux.*

Les glandes interstaminales sont insérées, lorsqu'elles existent, à environ mi-hauteur du tube corollin, en position épipétale; leur présence, leur forme, leur taille, semblent extrêmement stables à l'intérieur de chaque espèce : elles fournissent donc des caractères taxonomiques de premier ordre, malheureusement difficiles à observer en herbar.

Ces organes ont été occasionnellement signalés par les auteurs sans que l'on ait jamais tenté d'en faire une observation systématique : entrevus chez quelques espèces où ils sont remarquables, leur absence ou faible développement chez d'autres taxons sont passés inaperçus jusqu'ici; c'est pourquoi les caractères génériques comprennent depuis longtemps, et sans aucune nuance, la mention de glandes ou touffes de poils, pédicellées et peltées, épipétales.

Le tube corollin apparaît dépourvu de toute structure glanduleuse chez *N. ezamoi* : non seulement il ne porte aucun organe différencié, mais son épiderme paraît uniforme et non spécialisé, même sur la nervure médiane pétalaire; c'est la seule espèce africano-malgache dans ce cas. *N. tenuissima* montre des glandes réduites à des zones courtement papilleuses allongées sur les nervures pétales; la différenciation, très réduite, n'affecte ici que l'épiderme du tube. Les autres espèces étudiées montrent des organes glanduleux individualisés. Chez *N. guineensis* ces staminodes, n'excédant pas 0,2 mm de diamètre, ne sont que des touffes de poils courts, épais, transparents, rayonnants autour d'un point ; plus développés chez *N. milnei* et *N. bosseri*, ils se présentent comme des massifs charnus-papilleux, sessiles.

Chez les autres espèces enfin, un pédicelle épais inséré sur la nervure péta-
laire porte un bouquet de poils velleux, pluricellulaires, ondulés divergents;
ces structures complexes atteignent un grand développement chez certaines
de ces espèces (*N. forbesiana*, *N. elegans* par exemple) : les villosités y
dépassent 0,9 mm de long et forment des touffes d'un diamètre de 2 mm
au moins.

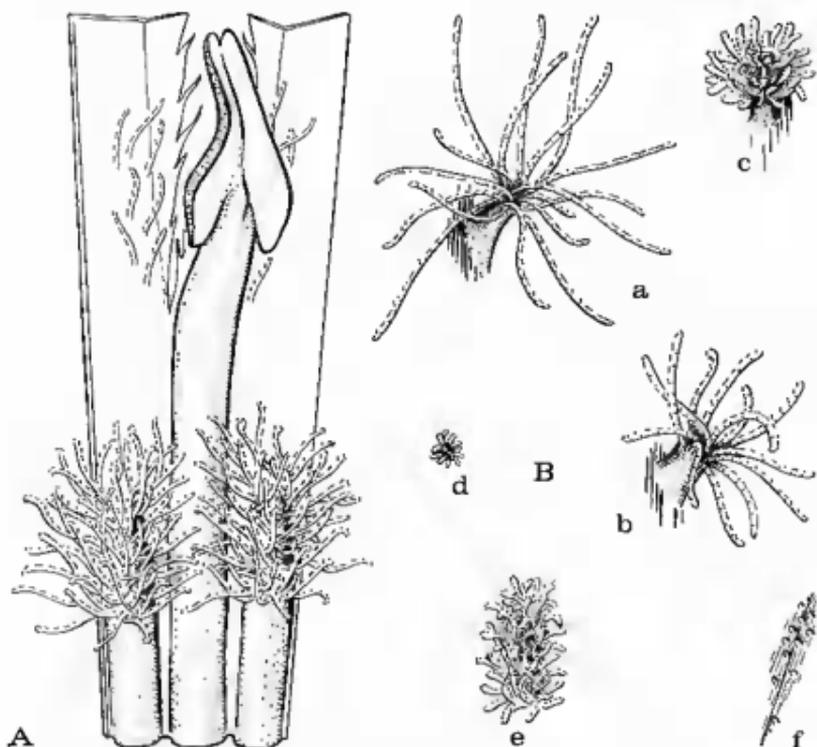


Fig. 8. — Androcée et glandes staminodiales chez *Nymphaoides* : A, androcée de *N. peltata* (obs. *in vivo*) : une étamine et deux staminodes à la face interne du tube corollin $\times 10$. B, divers types de staminodes observés en Afrique et à Madagascar : a, *N. forbesiana* (obs. *in vivo*); b, *N. indica* (J. & A. Raynal 9476); c, *N. brevipedicellata* (J. & A. Raynal 10513); d, *N. guineensis* (Jacques-Félix 1497); e, *N. milnei* (Milne-Redhead 4317); f, *N. tenuissima* (de Witte 6322). Echelle $\times 30$.

On constate donc chez les seules espèces africano-malgaches un gradient de développement des glandes interstaminales, qui sont nulles (*N. ezanoi*), ou à peine différenciées mais non organisées (*N. tenuissima*), ou organisées mais réduites (*N. guineensis*), ou bien plus développées et pédicellées (*N. indica*), jusqu'à former des touffes stipitées de longues villosités (*N. forbesiana*). Enfin, si l'on regarde la fleur de *N. peltata*, on

remarque que les 5 grosses glandes interstaminales stipitées s'insèrent sur la corolle au sommet de bourrelets longitudinaux semblables à ceux formés par la partie adnée à la corolle des filets staminaux : c'est donc 10 bourrelets que porte la face interne du tube corollin; cette observation permet de concevoir ces glandes comme des organes équivalents aux étamines et, comme elles, adnés à la corolle au-dessus de leur insertion sur le réceptacle floral.

La présence de pièces très différenciées alternant avec les étamines, dans de nombreuses espèces de *Nymphoides*, suscite quelques réflexions d'ordre général. Déjà SAINT-HILAIRE (22, p. 416) avait senti l'intérêt théorique de ces organes, sans expliciter sa pensée, lorsqu'il écrivit « j'engage les botanistes qui s'occupent de la position respective des parties de la fleur, à faire quelque attention à celle des divisions de la corolle, des étamines, des écailles et des nectaires... ». En effet, de par leur position et le haut degré de différenciation qu'elles peuvent présenter, l'assimilation des glandes interstaminales à des staminodes est une hypothèse satisfaisante; cela implique que l'androcée des *Nymphoides* peut comporter deux cycles successifs, l'un fertile (sauf dans les fleurs ♀ des espèces à sexes séparés comme *N. macrosperma* Vasud. par exemple), l'autre staminodial; ainsi conçu, le schéma architectural de la fleur s'écarte notablement de celui des *Gentianales*. Une telle interprétation assigne à ce groupe une position marginale par rapport à l'ordre où l'on classe les *Menyanthaceae*; par certains caractères considérés comme peut-être moins évolués, les *Nymphoides* se placent parmi les taxons-clefs dont l'étude permettra peut-être de concevoir une meilleure classification phylogénique des Tubiflores.

GYNÉCÉE.

Le pistil plus ou moins ovoïde, atténué en un style unique, est le plus souvent entouré d'un cycle de 5 glandes hypogynes.

— *Glandes hypogynes.*

Absentes chez *N. ezannoi* et *N. tenuissima*, elles se présentent, chez toutes les autres espèces africano-malgaches, comme de petites perles plus larges que hautes, étroitement appliquées à la base de l'ovaire, et de couleur vert pâle ou jaunâtre. Sauf chez *N. guineensis* et *bosseri*, chacun de ces corpuscules porte un rang de cils à son sommet.

Ces petits organes peuvent être considérés comme des glandes discales; le disque hypogyne, plus ou moins développé, serait alors totalement absent chez deux espèces africaines.

— *Pistil.*

Classiquement considéré comme bicarpellé, le pistil peut présenter un nombre plus élevé de carpelles lorsque la fleur est pléiomère; exceptionnel en Afrique, ce phénomène de pléiomérie se rencontre fréquemment dans des populations indo-pacifiques. Cependant, un fait curieux doit être mis

en évidence; chez *N. brevipedicellata*, le nombre de carpelles varie de 2 à 5, bien que toutes les fleurs soient régulièrement pentamères (fig. 9); les fleurs 3-carpellées sont les plus nombreuses; cette variation s'observe à l'intérieur d'une même inflorescence, et se retrouve dans tous les échantillons de l'espèce, quelle que soit leur origine géographique (l'espèce n'existe pas hors d'Afrique). Un tel phénomène, jusqu'ici passé inaperçu, peut avoir une signification évolutive du plus haut intérêt, d'autant plus que *N. brevipedicellata* n'est pas la seule espèce du genre à le présenter : il a été décrit, sans autre commentaire, chez *N. crenata* (F. Muell.) Kuntze¹.

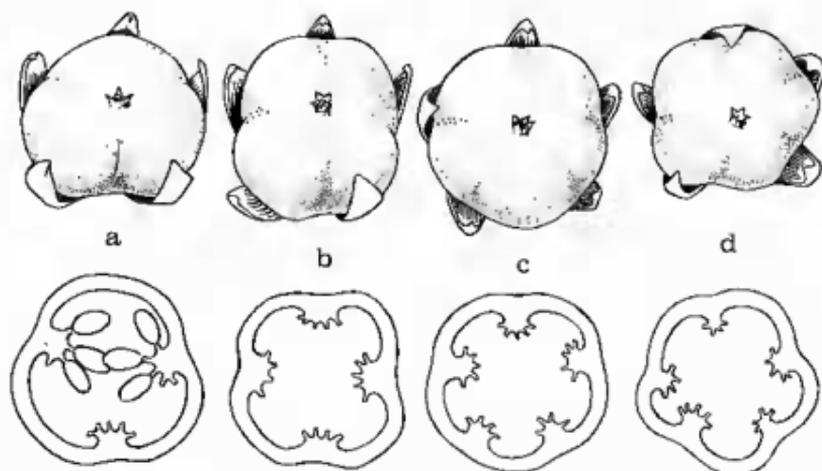


Fig. 9. — *Nymphoides brevipedicellata* : variation du nombre de carpelles dans les fruits d'un même individu dont les fleurs sont cependant strictement pentamères; fruits vus du dessus, et leur coupe transversale : a, tricarpellé; b, tétracarpellé; c, pentacarpellé régulier; d, pentacarpellé à carpelles inégaux (obs. *in vivo*, J. & A. Raynal 12713). Échelle $\times 3$.

L'ovaire, multiovulé (rarement pauciovulé, chez *N. guineensis* par exemple), à carpelles ouverts et placentation pariétale, a une coloration vert pâle ou pourprée selon les espèces, mais ceci n'est observable que sur le vif.

Un autre caractère que l'étude de la plante vivante a seule pu nous révéler est la nature glanduleuse de l'épiderme ovarien : à l'anthèse, l'ovaire porte des gouttelettes de nectar sucré, incolore, assez visqueux; si l'on ôte l'une de ces gouttelettes, elle est remplacée rapidement par une autre, sécrétée au même endroit, bien qu'aucune structure glanduleuse n'y soit morphologiquement décelable.

La longueur du style est évidemment très variable chez les espèces hétérostylées; elle n'est jamais grande chez les espèces homéostylées.

1. in H. I. ASTON, Aquatic Plants of Australia (1973).

D'une manière générale, les fleurs longistylées ont des stigmates un peu plus amples que ceux des fleurs brévistylées de la même espèce. Les stigmates, individualisés, sont en même nombre que les carpelles. Les deux stigmates de *N. ezannoi* forment chacun une demi-sphère courtement papilleuse; ils sont le plus souvent en crêtes ou en lèvres; crêtes papilleuses ondulées (*N. indica, brevipedicellata*...), ou fines membranes laciniées étalées à l'anthèse (*N. forbestiana, milnei*...). Ce sont là des caractères taxonomiquement utiles.

QUELQUES REMARQUES SYNTHÉTIQUES sur la fleur des *Nymphoides* africano-malgaches :

— La fleur de *Nymphoides*, complexe, permet la mise en évidence de nombreux caractères taxonomiques intéressants, dont certains ne sont malheureusement pas observables en herbier.

— L'interprétation staminodiale des glandes interstaminales a pour corollaire la diplostémonie de l'androcée, ce qui confère au genre *Nymphoides* une position privilégiée dans la conception de l'édifice évolutif du groupe de familles affines des *Menyanthaceæ*. Les espèces étudiées ici montrent tous les stades de développement de ces glandes, depuis une taille appréciable et une organisation poussée, jusqu'à une totale absence.

— La variabilité normale du nombre de carpelles (de 2 à 5, en l'absence de pléiomérie et de monstruosité) chez *N. brevipedicellata* et d'autres *Nymphoides* non africains, peut éclairer d'un jour nouveau l'origine de l'ovaire bicarpellé de cette partie des Tubiflores.

— L'ovaire, dont l'épiderme est sécréteur, surmonte un cycle de glandes discales qui peuvent manquer dans certaines espèces.

— La glandularisation importante, affectant divers organes floraux, est à mettre en relation avec une biologie très différenciée; cette glandularisation n'est pas également marquée dans toutes les espèces.

FRUIT ET GRAINES.

CAPSULE.

Dès après l'anthèse les pédicelles perdent rapidement l'inflexion qui amenait les fleurs à s'épanouir au-dessus de l'eau : aussitôt fanées, les fleurs se trouvent immergées, et la maturation des fruits se fait sous l'eau. Malgré son écologie aquatique, le fruit est une vraie capsule, comparable au fruit aérien de *Menyanthes*, le plus proche parent des *Nymphoides*; mais, à maturité, la déhiscence de ces capsules immergées est fort différente de celle du fruit sec de *Menyanthes* : la gélification et le gonflement des tissus internes de la paroi du fruit semblent provoquer son éclatement. A. ARBER (2, p. 240) a décrit en détail l'ouverture spontanée du fruit de *N. peltata* et l'a, à juste titre, comparée à celle du fruit de *Nuphar* : la paroi se déchire irrégulièrement vers la base de la capsule, et des lambeaux de paroi se redressent et se tordent vers la base du style. Mais si j'ai pu voir facilement en automne cette déhiscence fruste chez notre espèce européenne,

elle est différente de celle que j'ai observée chez *N. brevipedicellata* par exemple : les capsules mûres s'ouvrent au sommet en valves irrégulières qui s'excurvent (fig. 10); c'est là une déhiscence à proprement parler, et non une déchirure anarchique, apparemment plus organisée que celle de *N. peltata*. Il serait intéressant d'étendre systématiquement l'observation du type de déhiscence à toutes les espèces, mais c'est là un caractère impossible à étudier en herbier.

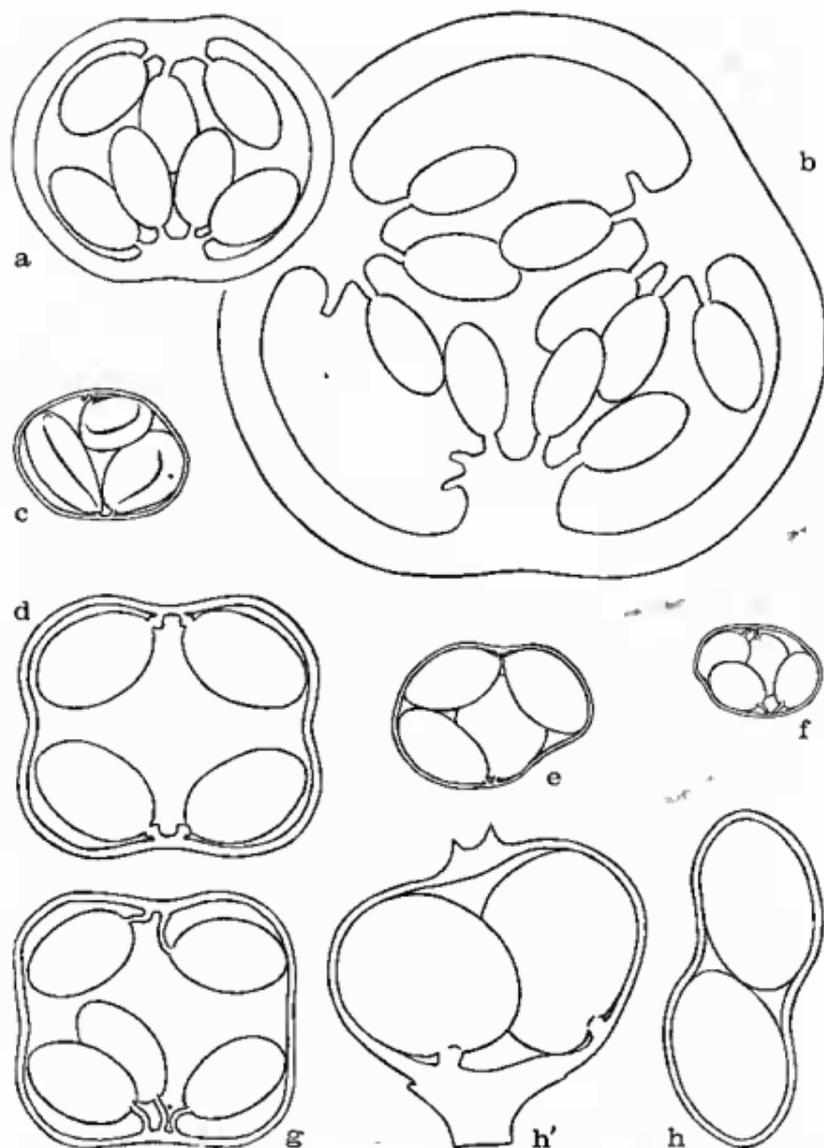


Fig. 10. — Capsule déhiscente de *Nymphoides brevipedicellata*, s'ouvrant en valves irrégulières par gélification de la paroi (obs. *in vivo*, J. & A. Raynal 12713). Échelle $\times 5$.

Les graines sont libérées dans l'eau.

Les dimensions de la capsule sont diverses d'une espèce à l'autre, mais les variations en fonction de la vigueur de la plante, importantes, masquent en partie la différenciation d'ordre taxonomique. La forme générale du fruit (rapport de la largeur à la longueur) apparaît relativement beaucoup plus stable; les espèces peuvent se classer selon que leur capsule est moins haute que large (*N. guineensis*), subisodiamétrique (*N. brevipedicellata*, *ezannoi*, *rautani*), ovoïde (de nombreuses espèces, dont *N. indica*, *forbesiana*, etc...) ou encore très allongée (*N. elegans*, *bosseri*, *tenuissima*). Les sépales persistent autour du fruit, et leur longueur, comparée à celle de la capsule même, donne une indication taxonomique précise.

La paroi capsulaire porte normalement 2 sutures carpellaires (2 à 5 chez *N. brevipedicellata*) où s'étirent les placentas; le développement des placentas varie largement d'une espèce à l'autre, mais demeure stable à l'intérieur d'un même taxon. On observe ainsi des placentas épais, charnus, saillants à l'intérieur de la capsule chez *N. indica* et *N. brevipedicellata*, tandis qu'ils sont très peu développés chez les autres espèces étudiées, où ils ne forment aucun bourrelet et ne sont guère décelables que par l'insertion des graines (fig. 11).



Pl. 11. — Coupes transversales de capsules chez quelques *Nymphaoides* montrant l'insertion des graines : a, *N. indica* (J. & A. Raynal 9476); b, *N. brevipedicellata* (J. & A. Raynal 12713); c, *N. tenuissima* (Richards 9175); d, *N. rautaneni* (Azancot de Menezes 740); e, *N. humilis* (de Wailly 5353); f, *N. elegans* (Perrier de la B. 17977); g, *N. uzannoi* (Peyre de Fabrègues 2232); h, *N. guineensis* (Jacques-Félix 1497), coupe transversale du fruit et h', coupe longitudinale montrant la position basale des placentas. Échelle $\times 10$.

Les placentas portent les graines par l'intermédiaire de funicules plus ou moins allongés; ce caractère, d'usage peu habituel, s'est révélé très stable à l'intérieur de chaque taxon. Le funicule dépasse 1/5 de la longueur de la graine chez certaines espèces, parmi lesquelles *N. brevipedicellata*, *elegans*, *ezannoi* (fig. 11, *b*, *f*, et *g*); il est beaucoup plus court et parfois même subnul chez les autres.

De longue date (4) les auteurs ont tenté d'utiliser le nombre de graines dans la capsule pour distinguer les taxons africains, mais ils donnaient alors à ce caractère une signification trop stricte, distinguant des classes de valeurs beaucoup trop étroites et précises. En effet, l'abondance de graines varie largement en fonction de la vigueur de la plante, et, phénomène d'observation courante chez les plantes à fleurs, les individus appauvris produisent des fruits qui atteignent la maturité mais ne renferment qu'un nombre très faible de semences. Cependant, un tel caractère peut donner des critères distinctifs, à condition d'être utilisé avec beaucoup de prudence; il convient de limiter l'observation aux échantillons bien développés, et d'écarter soigneusement les individus croissant en conditions écologiques marginales, qu'elles soient hydriques, édaphiques, ou saisonnières. Il faut d'autre part se limiter à ne distinguer que des classes larges, même si l'on a la quasi-certitude que chacune d'elles pourrait être subdivisée; dans l'impossibilité où l'on se trouve de faire une étude statistique valable aussi bien sur l'ensemble des échantillons que sur un nombre suffisant de populations, toute multiplication des classes de valeurs s'accompagnerait d'un risque accru d'erreur.

Trois espèces africano-malgaches (*N. indica*, *brevipedicellata* et *bosseri*) ont normalement des graines très nombreuses, chaque capsule pouvant contenir jusqu'à près d'une centaine de semences (au moins chez *N. indica* et *N. brevipedicellata*, le maximum observé chez *N. bosseri* approchant la cinquantaine); hors ces chiffres maximaux, ces espèces ont normalement plus de 30 graines par capsule: les fruits contenant entre 25 et 30 graines sont très rares, et moins de 25 graines, exceptionnels.

Une mention spéciale doit également être faite à propos de *N. guineensis*, dont la capsule ne semble jamais contenir plus de 2 graines: chaque placenta ne porte qu'une seule semence, insérée tout à fait à la base de fruit (pl. 11, *h'*). Ce faible nombre ne saurait laisser confondre un tel fruit avec une capsule exceptionnellement appauvrie: il s'accompagne de toute façon chez *N. guineensis* d'autres caractères (forme du fruit, insertion et taille des graines).

Entre ces deux groupes, se situent toutes les autres espèces africano-malgaches: leurs capsules contiennent normalement plus de 2 graines et moins d'une trentaine. C'est ici qu'apparaît l'imperfection de notre découpage en classes, mais hélas les conditions de ce travail et la rareté de certaines espèces s'opposent à l'améliorer; en effet, des espèces comme *N. rautaneni*, *tenuissima*, *elegans*, par exemple, semblent n'avoir que 5 à 13 graines par capsule, tandis que d'autres (*N. ezannoi*) en ont nettement plus; mais si les récoltes de *N. ezannoi*, assez nombreuses, permettent de dire que chez cette espèce il y a en moyenne une vingtaine de graines par fruit et que les chiffres extrêmes observés (7 et 34) sont très exceptionnels, le petit nombre

de représentants des autres taxons s'oppose à une utilisation taxonomique de données quantitatives plus précises.

GRAINES.

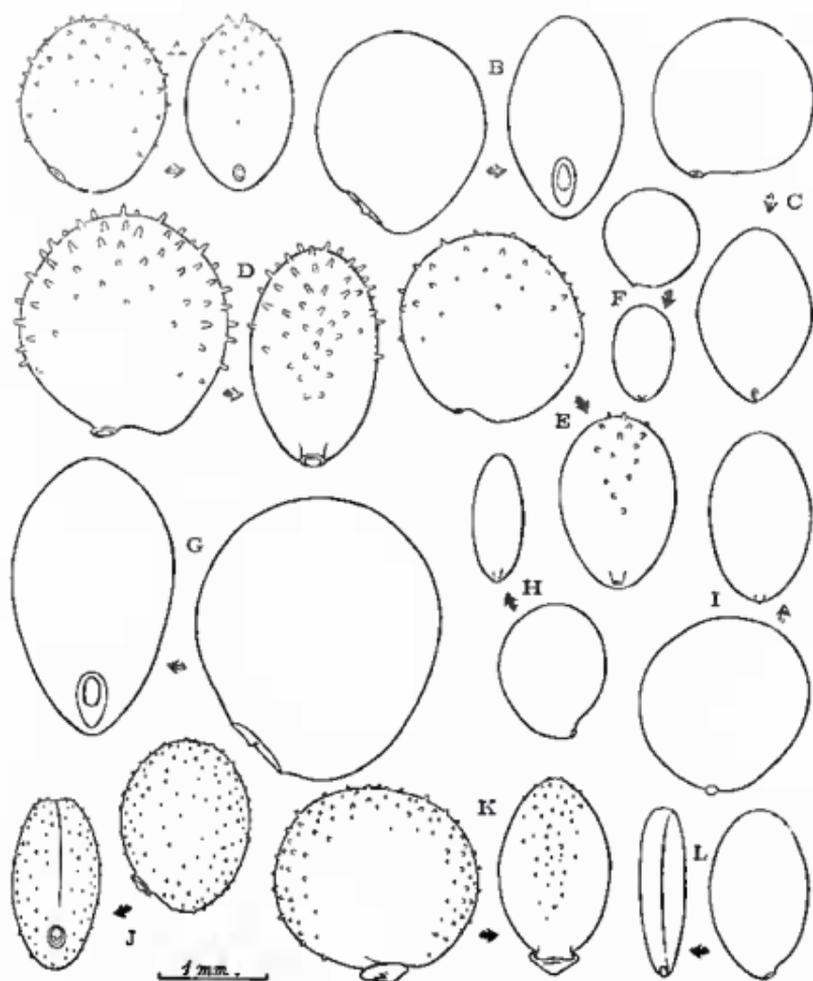
Les semences, l'un des rares organes de conservation et d'observation aisées dans les herbiers, ont fourni, nous l'avons déjà dit, des caractères largement utilisés par les auteurs pour distinguer des espèces; malheureusement, les caractères retenus alors se révèlent éminemment variables, soit d'un individu à l'autre, soit en fonction de l'état de maturité. Cependant, l'étude critique de ces éléments nous a montré la valeur d'autres caractères, jusqu'à présent passés inaperçus.

Les graines (ainsi que les capsules) semblent atteindre rapidement leur taille définitive, alors même que leur maturation est loin d'être terminée; d'autre part, les graines fertiles, remplies d'un albumen contenant un embryon bien formé, sont très rares chez la plupart des espèces, et il semble qu'en certains cas au moins les graines vides, stériles et abondantes, n'atteignent jamais l'aspect ultime (la coloration surtout) des graines fertiles mûres. Ainsi, les graines de *N. tenuissima*, abondamment fertiles, demeurent-elles longtemps blanches avant de virer rapidement au noir de jais à maturité complète, très peu avant leur libération; chez *N. brevipedicellata*, à graines le plus souvent stériles, les semences jaunâtres sont parfois plus ou moins marbrées de bistre en fin de maturation et n'atteignent une teinte brune que très exceptionnellement. Ces remarques conduisent à écarter le caractère de coloration des graines tel qu'il a été utilisé à des fins taxonomiques par N. E. BROWN (4); s'il est probable que des différences existent dans la coloration ultime, rarement atteinte, des graines des diverses espèces, ce fait ne pourrait être mis en évidence que par l'étude d'un nombre important de populations de chaque espèce : en l'état actuel des possibilités, il est préférable d'abandonner cet éventuel critère.

— Verrucosité.

Un élément qui paraît évident dès l'observation superficielle, et fut utilisé depuis le siècle dernier pour distinguer les taxons, est l'ornementation superficielle des graines : le test est soit lisse soit hérissé de verrues, parfois même d'échinules, de spinules plus ou moins abondantes et développées. La nature de ces protubérances est nettement épidermique; chacune d'elles est formée par l'allongement digitiforme, perpendiculaire à la surface de la graine, d'une ou de quelques cellules épidermiques accolées (fig. 13).

Malheureusement, toute corrélation entre l'ornementation de la graine et un autre caractère est apparue impossible; l'observation de populations dans la nature, ainsi que l'avaient déjà noté MARAIS & VERDOORN (17), montre un gradient complet, à l'intérieur d'une population spécifiquement homogène, depuis la graine lisse jusqu'à la graine hérissée, les états intermédiaires voyant la graine ne s'orner que de faibles verrues, peu nombreuses, distribuées surtout sur sa carène et non sur toute sa surface.



Pl. 12. — Graines de *Nymphoides* africano-malgaches, vues de face et de profil : A, *N. indica* (J. & A. Raynal 9476); B, *N. brevipedicellata* (J. & A. Raynal 12793); C, *N. thunbergiana* (Junod 433); D, *N. forbesiana* (César & Menaut 165); E, *N. humilis* (de Wailly 5353); F, *N. elegans* (Perrier de la B. 17977); G, *N. guineensis* (Jacques-Félix 1497); H, *N. bosseri* (Bossier 12838); I, *N. milnei* (Milne-Redhead 4317); J, *N. ezannoi* (Peyre de Fabrègues 2232); K, *N. rautaneni* (Azancot de Menezes 740); L, *N. tenuissima* (de Witte 6322). Echelle $\times 15$.

Cette variation spectaculaire, si elle se rencontre au sein d'un même peuplement, n'affecte pas l'individu; les graines produites par une même plante ont toutes le même type d'ornementation; l'existence de peuplements entiers formés, par multiplication végétative, d'un seul individu,

a pu contribuer à abuser les auteurs antérieurs. Bien que la variation de l'ornementation du test soit manifestement sous la dépendance d'un facteur génétique, elle est taxonomiquement inutilisable (au moins au niveau spécifique où se limite cette étude).

Ce phénomène de verrucosité fluctuante ne se rencontre pas chez toutes les espèces étudiées ici, mais il affecte, à des degrés divers, toutes celles à test orné. Si *N. ezannoi* a généralement des graines fortement verruqueuses, voire échinulées, quelques rares spécimens montrent des graines peu ornées ou même entièrement lisses : aucune espèce africano-malgache ne produit constamment de graines verruqueuses; la variation est largement étalée chez *N. indica*, *brevipedicellata*, *forbesiana*, *rautaneni*, *humilis*. Par contre, il semble que certaines espèces (*N. tenuissima*, *guineensis*, *bosseri* par exemple) portent toujours des graines lisses; c'est là une nuance qui pourrait peut-être donner un critère de distinction (par redéfinition du critère classique inapplicable) si toutes les espèces étaient connues par un nombre suffisant d'échantillons.

— *Forme et dimensions.*

La taille et la forme des graines sont des éléments relativement peu variables si l'on prend soin d'observer des semences ayant atteint leurs dimensions définitives.

Grossièrement lenticulaires, à contour subcirculaire ou légèrement ovale, les graines présentent en général des faces bombées et une carène plus ou moins arrondie lorsque la maturité est atteinte (la carène est plus aiguë avant ce stade). Cependant, chez *N. tenuissima*, la graine est comprimée (son épaisseur n'atteint pas le quart de sa longueur), à faces subplanes, et carène tronquée; son contour, ovale allongé, s'écarte de celui des graines des autres espèces : sa largeur est inférieure aux $\frac{2}{3}$ de sa longueur (fig. 12).

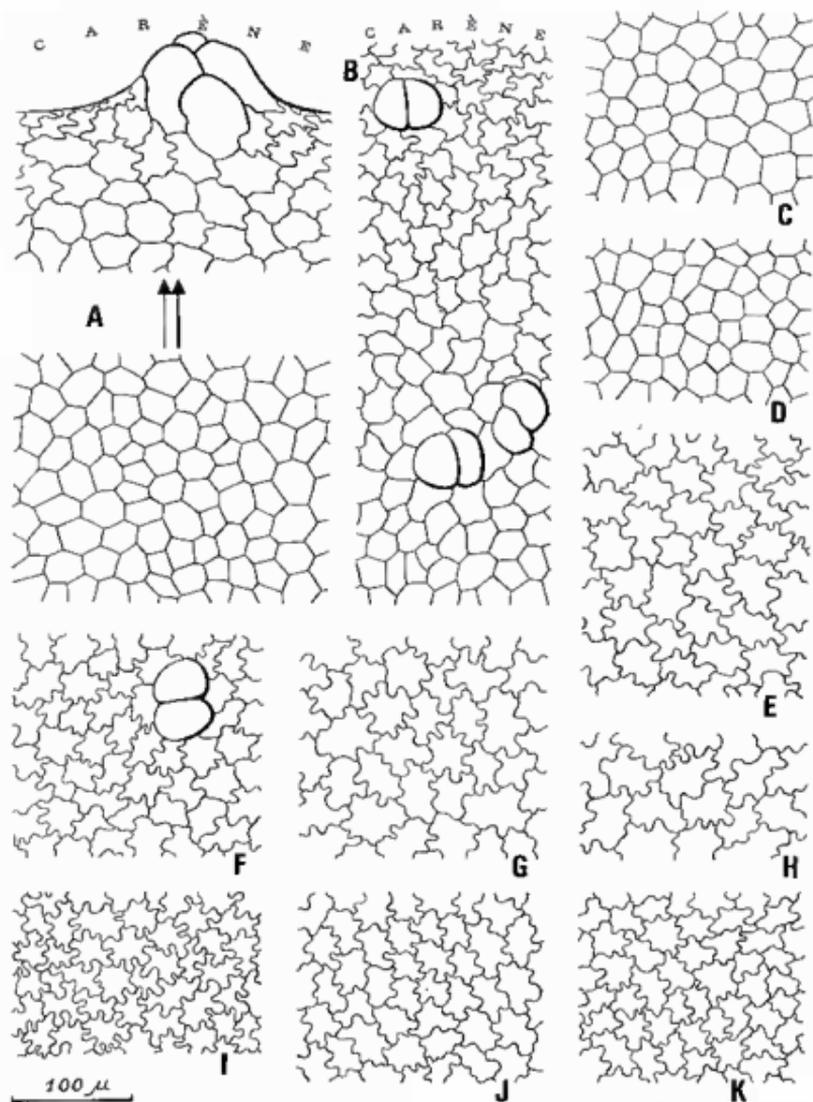
Le plus grand diamètre de la graine dépasse 2,5 mm chez *N. guineensis*, tandis qu'il n'atteint pas 1,3 mm chez *N. elegans* et *N. bosseri*; toutes les autres espèces étudiées se situent entre ces valeurs et il est difficile de les distinguer selon ce critère, même lorsque les moyennes diffèrent sensiblement, le recouvrement des valeurs extrêmes étant important.

Chez *N. ezannoi*, la carène s'orne d'un fin sillon qui donne à la graine vue de profil un contour émarginé (fig. 12).

— *Épiderme.*

L'épiderme séminal, observé systématiquement grâce à la méthode des répliques obtenues par moulage de la surface sur acétate de cellulose, permet de distinguer des types différents selon la forme des cellules épidermiques; un fait tout à fait parallèle a déjà été remarqué par H. ASTON (3) chez les *Villarsia* australiens.

On remarque en effet que les cellules épidermiques peuvent avoir des parois radiales sinueuses, l'épiderme se présente alors comme un jeu de patience ou un puzzle. Chez d'autres espèces, les parois radiales sont



Pl. 13. — L'épiderme séminal chez quelques *Nymphaeoides*. — Ornementation variable, cellules polyédriques au centre des faces de la graine devenant graduellement sinues vers la carène; A, *N. forbesiana*, centre d'une face en bas, région de la carène en haut; une verrue vue en perspective près de la carène (César & Menaut 165); B, *N. rautaneni*, passage progressif d'un type de cellules à l'autre; quelques verrues vues en plan (E. ens 343). — Épiderme séminal à cellules toutes polyédriques: C, *N. guineensis* (Jacque-Félix 1497); D, *N. elegans* (Perrier de la B. 17977). — Épiderme séminal à cellules toutes en jeu de patience: E, *N. brevipedicellata* (J. & A. Raynal 12793); F, *N. indica* (Lecuwenberg 6061), une verrue vue en plan; G, *N. humilis* (de Wailly 5353); H, *N. thunbergiana* (Verreaux s.n.); I, *N. ezanol* (Peyre de Fabrègues 2232); J, *N. tenuissima* (Richards 9175); K, *N. bosseri* (Bossert 12838).

droites, les cellules polyédriques forment un épiderme en pavage régulier; ce caractère apparaît stable. Mais la différence entre ces deux types épidermiques n'est pas aussi nettement tranchée qu'il peut le paraître; chez certaines espèces, les cellules, polyédriques au centre des faces de la graine, deviennent graduellement en jeu de patience vers la carène : les parois ondulent de plus en plus lorsqu'on approche de la carène. Dans ce cas, l'ornementation épidermique est beaucoup moins stable : le gradient d'ondulation des cloisons radiales apparaît plus ou moins, et dans certains échantillons les cellules polyédriques peuvent envahir toute la surface de la graine; cette instabilité se rencontre chez *N. forbesiana*.

C'est là un exemple de caractère taxonomiquement utile dans certains groupes au sein desquels il apparaît bien fixé, tandis qu'il varie dans d'autres, où il ne peut être utilisé à la distinction des taxons.

Quoi qu'il en soit, l'ornementation de la graine permet de reconnaître trois groupes dans les *Nymphoides* africano-malgaches : les espèces à cellules polyédriques sur toute la surface de la graine, y compris la carène (*N. elegans*, *N. guineensis*); les espèces à cellules toutes sinueuses en jeu de patience (la plupart de celles étudiées ici); enfin, les espèces où ce caractère varie et où il est préférable de n'en pas tenir compte (*N. rautaneni*, *N. forbesiana* et *N. milnei*) (voir pl. 13).

L'utilisation taxonomique de ce caractère implique, bien entendu, que l'on a pu étudier un matériel suffisant pour saisir la variabilité (ou la constance) du type d'ornementation.

Il faut remarquer que les graines susceptibles d'être verruqueuses ont un épiderme en jeu de patience, au moins sur la carène; chez les deux espèces à cellules strictement polyédriques on ne connaît que des graines lisses (il est vrai que le nombre total d'échantillons représentant chacune d'elles est faible). Il faut également noter que, dans un ensemble de cellules sinueuses imbriquées, les seules à présenter des parois de tracé simple sont celles qui, hautement étirées au-dessus de la surface, constituent les verrues (fig. 13).

La paroi cellulaire externe est le plus souvent déprimée; il convient, bien entendu, de n'observer ce caractère que sur des graines mûres; les graines séchées avant maturité complète voient la face externe de leurs cellules s'effondrer sous l'influence de la dessiccation, et prendre artificiellement un aspect déprimé. Les graines dont l'épiderme est à cellules déprimées ont, en corollaire, un éclat mat; au contraire, les graines dont l'épiderme est formé de cellules à parois externes plates (fig. 13) au moins à maturité, ont un éclat brillant.

REMARQUES à propos des fruits et des graines :

— La fructification est normalement abondante : fruits et graines sont nombreux et bien formés (ce qui ne veut pas dire fertiles); les seuls cas observés de fructification rare se rencontrent dans les populations issues végétativement d'un individu unique.

— Malgré l'abondante fructification, la fertilité des graines est souvent très faible.

— La capsule et les graines mûres, fertiles ou non, présentent de nombreux caractères taxonomiquement utiles, mais il en est d'autres qu'il est préférable d'abandonner bien que certains (tirés de l'ornementation séminale par exemple) aient été classiquement utilisés.

C. — ÉNUMÉRATION DES CARACTÈRES DISTINCTIFS

La description synthétique des *Nymphoides* africano-malgaches a permis une étude critique des caractères susceptibles d'une utilisation taxonomique; beaucoup d'éléments jusqu'à présent négligés ont été retenus. M'étant ainsi trouvée confrontée avec un nombre important de caractères variables, il m'a fallu comparer leurs variations entre elles afin de circonscrire des unités ayant une valeur taxonomique; le résultat de ce travail a été la définition des espèces africaines et malgaches dont l'énumération et la description constitueront l'essentiel de la seconde partie de cet article.

ÉNUMÉRATION DES CARACTÈRES TAXONOMIQUEMENT UTILES

1. — Souche vivace puissante/souche annuelle grêle.
2. — Souche allongée-rampante/souche très courte.
3. — Feuilles végétatives en rosette présentes/absentes.
4. — Feuilles submergées ulviformes présentes/absentes.
5. — Stolons à la surface de l'eau présents/absents.
6. — Feuilles alternes non florifères présentes çà et là sur les stolons/absentes.
7. — Racines tubérisées aux nœuds flottants présentes/absentes.
8. — Pétiole long ($L \geq 15$ mm)/court ($L < 15$ mm).
9. — Limbe allongé ($L > 1 \times 1,15$)/suborbiculaire.
10. — Limbe spongieux à la face inférieure/non spongieux.
11. — Limbe coriace/mince-papyracé.
12. — Inflorescence multiflore (plus de 10 fleurs)/pauciflore.
13. — Bractées périphériques longues ($L \geq 10$ mm)/courtes.
14. — Pédicelles floraux longs ($L > 40$ mm)/moyens ($40 \text{ mm} > L > 25 \text{ mm}$)/courts ($L < 20-25$ mm).
15. — Calice étalé à l'anthèse/appliqué à la corolle.
16. — Corolle jaune/blanche.
17. — Corolle grande ($L > 15$ mm)/moyenne ($15 \text{ mm} > L > 10 \text{ mm}$)/petite ($L < 10$ mm).
18. — Tube de la corolle court ($L < 1/3$ de la longueur de la corolle)/plus long.
19. — Lobes de la corolle vilieux/plats en leur milieu et marginés/cristés.
20. — Fleurs unisexuées/hermaphrodites.
21. — Fleurs hétérostylées/homéostylées.
22. — Anthères grandes ($L > 1,8$ mm)/moyennes ($1,8 \text{ mm} > L > 1 \text{ mm}$)/petites ($L < 1$ mm).
23. — Glandes interstaminales présentes/absentes.
24. — Glandes interstaminales pédicellées/sessiles.
25. — Villosités des glandes interstaminales longues (longueur des poils $> 0,8$ mm)/courtes.
26. — Glandes hypogynes présentes/absentes.
27. — Glandes hypogynes ciliées/glabres.
28. — Carpelles 2/2-5 (3 en général).
29. — Stigmates en tête fendue/bilabiés.
30. — Stigmates finement membraneux/en lèvres papilleuses.

31. — Capsule très allongée ($L > 1 \times 1,45$)/ovoïde ($1 \times 1,45 > L > 1 \times 1,15$)/globuleuse ($1 \approx L$, à 10 % près environ)/aplatie ($L < 2/3 l$).
32. — Sépales fructifères égaux ou supérieurs à la capsule/plus courts.
33. — Placentas épais/ténus.
34. — Graines nombreuses dans la capsule (plus de 25 ou 30)/peu nombreuses ($25 > n > 3$)/2.
35. — Funicules longs ($L > 1/5$ de la longueur de la graine)/courts.
36. — Graine allongée ($L > 3/2 l$)/suborbiculaire.
37. — Graine comprimée (épaisseur $< 1/4$ de la longueur)/bombée sur ses deux faces.
38. — Graine grosse ($L > 2,5$ mm)/moyenne ($2,5$ mm $> L > 1,3$ mm)/petite ($L < 1,3$ mm).
39. — Carène de la graine portant un sillon/carène sans sillon.
40. — Cellules de l'épiderme séminal à parois toutes sinuées/toutes droites/caractère variant d'un type à l'autre.

III. — BIOLOGIE ET ÉVOLUTION

ÉVOLUTION BIOLOGIQUE

Malgré l'évidente homogénéité biologique des *Nymphoides* on peut voir une diversification s'affirmer à travers les espèces africano-malgaches, et même progresser selon des lignes différentes.

MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE.

La multiplication végétative intervient fondamentalement par ramification de la souche qui, lorsqu'elle existe, est à la fois organe de survie et de multiplication sur place; mais l'apparition des stolons flottants assure un pouvoir d'envahissement beaucoup plus efficace puisqu'ils peuvent assurer trois fonctions : conquête de la surface d'eau libre, multiplication des souches enracinées et même survie au-delà de la saison défavorable : l'accroissement des possibilités colonisatrices semble être un aspect évolutivement positif.

On peut observer une progression de l'importance du rôle des stolons selon les espèces; chez *N. peltata* par exemple, les stolons assurent un envahissement efficace de l'espace disponible, mais ne donnent guère de souches-filles enracinées au fond de l'eau; en outre, ils résistent plus ou moins bien à la saison froide. Si les stolons de *N. indica* par exemple sont des envahisseurs tout aussi efficaces, ils sont par contre susceptibles de donner autant de souches enracinées qu'ils portent de nœuds; ces nœuds peuvent même survivre un certain temps, isolés, sur la vase plus ou moins desséchée : leur bourgeon demeure dormant avant de donner une nouvelle souche à la saison favorable. La fonction de pérennité assurée par les nœuds du stolon est encore plus évidente chez *N. aquatica* : chaque nœud porte des racines tubérisées (organes de réserve) et, isolé, devient alors une sorte d'hibernacle nanti des ressources qui lui permettront de produire une nouvelle souche au printemps (23, p. 345).

Les espèces vivaces à grosse souche, en particulier, se reproduisent rarement par voie de graine; parmi elles, *N. bosseri* semble un médiocre

envahisseur puisqu'il ne produit pas de stolons, et *N. thunbergiana*, avec ses stolons exceptionnels, n'est guère plus efficace; ces deux espèces, et la première surtout, sont géographiquement très limitées; au contraire, *N. indica*, *forbesiana* ou *brevipedicellata* par exemple, très stolonifères, couvrent de vastes régions. *N. indica* parvient à envahir promptement les biotopes favorables par la seule prolifération des stolons, ainsi que le laissent supposer les populations stériles (formées d'une seule forme florale) installées à la suite d'introductions récentes : grâce à cette multiplication végétative active allant de pair avec une bonne compétitivité et des exigences écologiques relativement souples, cette espèce accroît actuellement son aire de répartition déjà très vaste.

Des petits *Nymphoides* à souche grêle vivent en hydrothérophytes dans des mares temporaires, et passent la saison défavorable à l'état de graines; dans ce cas, la colonisation du biotope doit s'effectuer avec rapidité et efficacité, le grand nombre d'individus pouvant seul compenser le risque de dessèchement prématuré et la brièveté de la saison des pluies. La possibilité d'un développement explosif des populations est une spécialisation positive chez les plantes des mares sur rochers en particulier. Deux espèces africaines, habitant ce type de biotopes, en des régions différentes, montrent une égale aptitude à les envahir mais par des voies différentes; *N. tenuissima* produit un grand nombre de graines fertiles, et c'est donc une germination massive dès l'inondation qui assure le foisonnement de la plante dans les petites mares temporaires; il faut noter que cette espèce n'est pas stolonifère. Au contraire, les graines fertiles de *N. guineensis* sont peu nombreuses, d'autant plus que, le fruit ne contenant que deux graines, le nombre total produit demeure faible; c'est par une intense production végétative que la plante couvre les mares, chaque nœud florifère émettant plusieurs stolons (alors que des espèces comme *N. indica* n'en produisent généralement qu'un par nœud).

On trouve ici un exemple intéressant d'adaptation biologique réalisée selon deux directions fondamentalement différentes, mais aboutissant à donner à deux espèces vicariantes un pouvoir colonisateur comparable.

BIOLOGIE FLORALE.

Tous les *Nymphoides* ne sont pas hétérostylés, et seule une moitié des espèces africano-malgaches présente ce caractère; on peut y voir une remarquable progression dans le sens de cette spécialisation biologique, progression déjà mise en évidence, chez d'autres espèces du genre par ORNDUFF (18). Partant des espèces homéostylées comme *N. ezannoi* ou *rautaneni* par exemple, on voit apparaître une hétérostylie « simple » où chaque forme florale est parfaitement hermaphrodite sans prédominance fonctionnelle de l'un ou l'autre sexe (chez *N. bosseri* par exemple, où les anthères sont à peu près de même taille dans les deux types floraux, les filets seuls étant de longueurs différentes); puis l'hétérostylie devient « régressive », un sexe devenant secondaire dans chacune des deux formes florales bien que toutes les fleurs demeurent hermaphrodites : les fleurs longistylées

sont plutôt ♀ (leurs anthères sont plus courtes que celles des fleurs brévistylées), et les fleurs brévistylées sont plutôt ♂; une telle hétérostylie « régressive » est déjà visible chez *N. elegans* ou *forbesiana* où les anthères des fleurs longistylées sont plus courtes de 15 à 20 % que celles des fleurs brévistylées, et devient évidente chez *N. indica* ou *milnei* où les anthères courtes ne mesurent que 60 à 70 % de la longueur des plus longues. Cette évolution voit son aboutissement par exemple chez *N. macrosperma*, où les fleurs sont unisexuées; seul ce terme extrême manque en Afrique où les *Nymphoides* montrent cependant une progression remarquable vers une hétérostylie de plus en plus élaborée.

L'hétérostylie (et à l'extrême la diécie) s'accompagne d'une biologie florale de type entomogame qui implique une sécrétion nectarifère attractive; la glandularisation florale est en effet important chez les *Nymphoides*, et là encore on observe une progression. *N. ezannoi* ne montre pas de glandes florales morphologiquement différenciées, et *N. tenuissima*, bien que privé de glandes hypogynes, présente à l'emplacement des glandes interstaminales des plages finement papilleuses; ces deux espèces pauvres en glandes florales sont homéostylées.

Puis on trouve *N. guineensis* par exemple, à glandes hypogynes et très petites glandes interstaminales, et à fleurs encore homéostylées. *N. bosseri* montre également des glandes hypogynes et de petites glandes interstaminales, mais ses fleurs sont hétérostylées (hétérostylie « simple » il est vrai). Chez les espèces où l'hétérostylie devient « régressive » (*N. indica* ou *forbesiana* par exemple), les glandes interstaminales sont grandes et pédicellées.

Il va sans dire que ce schéma progressif donne une image un peu simpliste de la réalité, certaines espèces n'atteignant pas nécessairement les mêmes niveaux de spécialisation dans les voies de l'hétérostylie et de la glandularisation florale; ainsi *N. milnei*, hautement hétérostylé, n'a que de petites glandes interstaminales sessiles; au contraire *N. elegans*, aux glandes interstaminales remarquablement développées, montre une hétérostylie où le dimorphisme staminal entre les deux types floraux est faible. Malgré ces réserves de détail, on doit reconnaître deux lignes évolutives grossièrement parallèles du point de vue de la biologie florale.

HYPOTHÈSES SUR L'ÉVOLUTION

Les données exposées dans les chapitres précédents sur la morphologie et la biologie du genre *Nymphoides* en Afrique permettent d'entrevoir un certain nombre de voies selon lesquelles l'évolution du groupe a pu progresser.

DIRECTIONS ÉVOLUTIVES DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF.

On peut supposer que les plantes annuelles sont plus évoluées que les vivaces; chez ces dernières, la présence de feuilles végétatives quand la plante est adulte semble un caractère primitif; il semble que l'évolution

progresses vers une « floralisation » de l'appareil végétatif dans lequel la présence même des organes est de plus en plus conditionnée par la floraison. Les stolons à croissance strictement sympodiale (dont chaque nœud est florifère) sont certainement plus évolués que les stolons à croissance alternativement monopodiale et sympodiale.

DIRECTIONS ÉVOLUTIVES DE L'APPAREIL REPRODUCTEUR.

L'évolution florale vers une hétérostylie et même une séparation des sexes est indiscutable dans le genre *Nymphoides*.

Nous avons vu que, parallèlement, on tend vers une glandularisation de la fleur. Le développement des glandes interstaminales indique une progression dans ce sens, même si leur nature staminodiale (et donc vestigiale d'un second cycle staminal) peut laisser supposer une évolution régressive de ces organes. Glandes hypogynes, glandes de la paroi ovarienne sont autant d'indices de cette extension des organes glanduleux.

On peut même considérer l'ornementation des pétales comme une tendance à la glandularisation : le terme extrême observé serait la corolle velue dont les villosités sont sucrées à l'anthèse; les lobes de la corolle eux-mêmes deviennent glandes.

La capsule semble évoluer parallèlement dans deux directions opposées, vers une diminution de la taille des graines dont le nombre augmente, et vers une diminution du nombre des graines dont la taille augmente. La déhiscence de la capsule, très primitive lorsqu'elle n'est qu'une déhiscence informe de sa base, progresse indiscutablement vers une déhiscence valvaire apicale (même si elle est encore irrégulière).

On peut ainsi considérer une espèce comme *N. peltata* comme très primitive dans l'ensemble puisque, vivace à feuilles végétatives nombreuses, elle produit des stolons croissant de façons monopodiale et sympodiale alternées, ses capsules se déchirent basalement, et ses pétales sont lisses; cependant, son hétérostylie et le développement des glandes interstaminales sont indices d'une évolution déjà assez nette sur le plan de la biologie florale.

N. thunbergiana, ou *N. bosseri*, ont un appareil végétatif très primitif également, mais d'une toute autre manière : vivaces à feuilles végétatives, elles ne sont pas stolonifères. Au contraire, leur appareil reproductif est très évolué.

Des espèces comme *N. indica*, *N. forbesiana* par exemple sont beaucoup plus évoluées : leur appareil végétatif est, bien que vivace, sous la stricte dépendance de la floraison : toutes les feuilles flottantes sont florifères, et les stolons ne croissent que sympodialement (chaque nœud donnant une inflorescence). Leur appareil reproducteur atteint, à tous points de vue, des stades très évolués.

Des espèces tout aussi évoluées que ces dernières sur le plan floral, peuvent atteindre un degré de spécialisation au moins égal sur le plan végétatif mais dans une direction différente; *N. elegans* ou *N. milnei* par exemple, perdent le caractère stolonifère au profit d'une biologie annuelle.

Au delà de ces stades d'évolution florale, se trouvent les espèces à

fleurs unisexuées, simplifiées, comme *N. aquatica* par exemple; parallèlement, cette espèce stolonifère produit des racines tubérisées très spécialisées.

Ainsi peut-on reconnaître grossièrement des niveaux d'évolution où les espèces peuvent se placer. Bien que, généralement, une même espèce puisse se placer à différents niveaux selon les catégories d'organes considérées, on peut concevoir une image dans laquelle les taxons, dans leur ensemble, atteignent un niveau d'évolution plus ou moins élevé.

BIBLIOGRAPHIE

1. ANDREWS, F. W. — The flowering Plants of the Sudan 3, *Gentianaceae* : 63-65 (1956).
2. ARBER, A. — Water plants, a study of aquatic Angiosperms, 436 p., reprint (1963).
3. ASTON, H. I. — The genus *Villarsia* (*Menyanthaceae*) in Australia, *Muelleria* 2 (1) : 1-63 (1969).
4. BAKER, J. G. & BROWN, N. E. — *Gentianaceae*, in THISELTON-DYER, W. T., *Flora of Tropical Africa* 4 (1) : 544-587 (1903-04).
5. BERHAUT, J. — Flore du Sénégal, ed. 1, 300 p. (1954).
6. — Flore du Sénégal, ed. 2, 485 p. (1967).
7. BORY DE ST-VINCENT, — Voyage dans les quatre principales îles des mers d'Afrique, 1, 408 p. (1804).
8. CUFODONTIS, G. — Enumeratio Plantarum Aethiopiae, Spermatophyta, *Gentianaceae*, Bull. Jard. Bot. de l'Etat, Bruxelles, 30 (4) : 678-683 (1960).
9. DRESS, W. J. — The identity of the aquatic « banana-plant », *Baileya* 2 : 19-21 (1954).
10. FRIEDRICH-HOLZHAMMER. — *Menyanthaceae*, in MERXMÜLLER, *Prodromus einer Flora von Südwestafrika* 111 (1967).
11. GOEBEL, K. — Morphologische und biologische Studien, VI, *Limnanthemum*, Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg 9 : 120-126 (1891).
12. GRISEBACH, A. — Genera et Species Gentianeatum, 364 p. (1839).
13. HILL, A. W. & PRAIN, D. — *Gentianaceae*, THISELTON-DYER, W. T., *Flora Capensis* 4 (1) : 1056-1121 (1909).
14. HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M. — *Gentianaceae*, *Flora of West Tropical Africa*, ed. 1, 2 (1) : 180-184 (1931).
15. LAMARCK, J. B. A. MONNET DE. — Tableau encyclopédique et méthodique, Botanique (Illustrations des genres) 1 : 438 (1792).
16. LINDSAY, A. — Anatomical evidence for the *Menyanthaceae*, *American Journal of Botany* 25 : 480-485 (1938).
17. MARAIS, W. & VERDOORN, I. C. — *Gentianaceae*, in DYER & al., *Flora of South Africa* 26 : 243 (1963).
18. ORNDUFF, R. — The origin of dioecism from heterostyly in *Nymphoides* (*Menyanthaceae*), *Evolution* 20 : 309-314 (1966).
19. — Neotropical *Nymphoides* (*Menyanthaceae*) : meso-american and west-indian species, *Brittonia* 21 : 346-352 (1970).
20. PERROT, E. — Sur une particularité de structure de l'épiderme inférieur de la feuille chez certaines Gentianées aquatiques, *Journal de Botanique* 11 (12), 7 p. (1897).
21. RAYNAL, A. — Répartition géographique des *Nymphoides* (*Menyanthaceae*) africains et malgaches, *Mitt. Bot. Staatssamml. München* 10 : 122-134 (1971).
22. SAINT-HILAIRE, A. DE. — Voyage dans le district des Diamans et sur le littoral du Brésil, Notes sur les plantes caractéristiques (*Villarsia*, 2 : 413-416) (1833).
23. SCULTHORPE, C. D. — The biology of aquatic vascular plants, 610 p. (1967).
24. TAYLOR, P. — *Menyanthaceae*, in HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M., *Fl. of West Trop. Africa*, ed. 2, 2 : 302-303 (1963).

25. THUNBERG, C. P. — *Prodomus Plantarum Capensium* **1**, 192 p. (1794-1800).
26. VASUDEVAN, R. — A new species of *Nymphoides* (*Menyanthaceae*) from South India, *Kew Bull.* **22** : 101-106 (1968).
27. WAGNER, R. — Die Morphologie des *Limnanthemum nymphoides* (L.) Lk., Inaugural Dissertation d. mathem. u. naturwiss. Facultät der Kaiser-Wilhelms-Universität z. Strassburg, 19 p. (1895).
28. DE WIT, H.C.D. — *Nymphoides*, in *Aquarium planten*, Belmontia, ser. 3, *Horticulture* **2** (2) : 91-96 (1958).

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum, PARIS